



СРЕДНЕЕ
ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ
ОБРАЗОВАНИЕ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

С.М. КОЛЕСНИКОВ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

КНОРУС

ДЛЯ ВСЕХ
СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ

**СРЕДНЕЕ
ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ
ОБРАЗОВАНИЕ**

С.И. КОЛЕСНИКОВ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Допущено
Министерством образования и науки
Российской Федерации
в качестве **учебного пособия**
для студентов образовательных учреждений
среднего профессионального образования

Пятое издание, стереотипное

КНОРУС • МОСКВА • 2015

Knorus 
электронные версии книг

УДК 573(075.32)
ББК 28.0я723
К60

Рецензенты:

В.Ф. Вальков, д-р биол. наук, проф.,
Л.А. Бугаев, канд. биол. наук, доц.

Колесников С.И.

К60 Общая биология : учебное пособие / С.И. Колесников. — 5-е изд., стер. — М. : КНОРУС, 2015. — 288 с. — (Среднее профессиональное образование).

ISBN 978-5-406-04321-9

Рассмотрены все основные разделы общей биологии: генетика и селекция; учение о клетке; теория эволюции; бионика и биотехнология; размножение и индивидуальное развитие организмов; экология и учение о биосфере. Содержит задачи по биологии с решениями и учитывает современные достижения биологических наук.

Соответствует действующему Федеральному государственному образовательному стандарту среднего профессионального образования нового поколения.

Для студентов учебных заведений среднего профессионального образования, а также для учащихся школ, лицеев, гимназий, абитуриентов, преподавателей биологии.

**УДК 573(075.32)
ББК 28.0я723**

Колесников Сергей Ильич

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Сертификат соответствия № РОСС RU. АЕ51. Н 16604 от 07.07.2014.

Изд. № 8425. Подписано в печать 01.10.2014. Формат 60×90/16.

Паритурга «NewtonС». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 18,0. Уч.-изд. л. 11,0. Тираж 700 экз. Заказ №

ООО «Издательство «КноРус»

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: 8-495-741-46-28.

E-mail: office@knorus.ru http://www.knorus.ru

Отпечатано в филиале «Чеховский Печатный Двор»

ОАО «Первая Образцовая типография»

142300, Московская область, г. Чехов, ул. Полиграфистов, д. 1.

ISBN 978-5-406-04321-9

© Колесников С.И., 2015

© ООО «Издательство «КноРус», 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Жизнь, ее свойства, уровни организации, происхождение и многообразие

1.1. Предмет, задачи и методы биологии	7
1.2. Признаки (свойства) живой материи	9
1.3. Уровни организации живой природы	10
1.4. Систематика живых организмов	12
Контрольные вопросы и задания	14

Глава 2. Химический состав живых организмов

2.1. Элементный состав	15
2.2. Молекулярный состав	18
2.2.1. Неорганические вещества	18
2.2.1.1. Вода	18
2.2.1.2. Минеральные соли	19
2.2.2. Органические вещества	20
2.2.2.1. Углеводы	21
2.2.2.2. Липиды	23
2.2.2.3. Белки	25
2.2.2.4. Нуклеиновые кислоты	32
Контрольные вопросы и задания	38

Глава 3. Строение клетки

3.1. Клеточная теория	39
3.2. Типы клеточной организации	39
3.3. Строение эукариотической клетки	42
3.3.1. Клеточная оболочка	42
3.3.2. Цитоплазма	48
3.3.3. Ядро	54
3.4. Неклеточные формы жизни — вирусы	64
Контрольные вопросы и задания	66

Глава 4. Обмен веществ и превращение энергии

4.1. Типы питания живых организмов	68
4.2. Понятие о метаболизме	70
4.3. АТФ и ее роль в метаболизме	70
4.4. Энергетический обмен	71
4.5. Пластический обмен	75
4.5.1. Фотосинтез	76
4.5.2. Хемосинтез	79
4.5.3. Биосинтез белка	80
Контрольные вопросы и задания	88

Глава 5. Размножение и индивидуальное развитие организмов

5.1. Воспроизведение клеток	89
5.1.1. Хромосомный набор	89
5.1.2. Клеточный цикл	89
5.1.3. Деление эукариотических клеток	90
5.1.3.1. Митоз	91
5.1.3.2. Мейоз	91
5.1.4. Деление прокариотических клеток	93
5.2. Размножение организмов	94
5.2.1. Бесполое размножение	96
5.2.2. Половое размножение	99
5.2.2.1. Половые клетки	99
5.2.2.2. Образование половых клеток	101
5.2.2.3. Оплодотворение	103
5.2.3. Типы редукции числа хромосом	104
5.3. Индивидуальное развитие организмов	105
5.3.1. Типы онтогенеза	105
5.3.2. Эмбриональное развитие	108
5.3.3. Постэмбриональное развитие	110
Контрольные вопросы и задания	111

Глава 6. Генетика и селекция

6.1 Наследственность	112
6.1.1. Основные понятия	112
6.1.2. Законы Г. Менделя	114
6.1.3. Сцепленное наследование. Нарушение сцепления	118
6.1.4. Генетика пола	119
6.1.5. Генетика крови	120
6.1.6. Взаимодействие генов	121
6.1.7. Хромосомная теория наследственности. Нехромосомное наследование	124
6.1.8. Основные методы генетики	125
6.2 Изменчивость	125
6.2.1. Ненаследственная (модификационная) изменчивость	126
6.2.2. Наследственная (генотипическая) изменчивость	127
6.2.3. Мутагенные факторы	130
6.3 Селекция	130
6.3.1. Основные методы селекции	131
6.3.2. Селекция растений, животных и микроорганизмов	133
6.3.2.1. Селекция растений	133
6.3.2.2. Селекция животных	136
6.3.2.3. Селекция микроорганизмов	138
Контрольные вопросы и задания	138

Глава 7. Эволюция

7.1. Эволюционное учение	140
7.1.1. Развитие эволюционных идей	140
7.1.2. Микроэволюция	144
7.1.2.1. Вид и популяции	144
7.1.2.2. Генетика популяций	145
7.1.2.3. Факторы эволюции	146
7.1.2.4. Видообразование	150
7.1.3. Макроэволюция	151
7.1.3.1. Дивергенция и конвергенция	152
7.1.3.2. Главные направления эволюции	153
7.1.3.3. Главные пути эволюции	154
7.2. Развитие органического мира	156
7.2.1. Доказательства эволюции органического мира	156
7.2.2. Происхождение жизни	159
7.2.3. Краткая история развития органического мира	164
7.3. Происхождение и эволюция человека	180
7.3.1. Происхождение человека	180
7.3.2. Этапы эволюции человека	182
7.3.3. Факторы антропогенеза	187
7.3.4. Расы современного человека	189
Контрольные вопросы и задания	191

Глава 8. Экология и учение о биосфере

8.1. Экология особей	192
8.1.1. Среды жизни и экологические факторы	192
8.1.2. Действие экологических факторов	196
8.1.3. Основные экологические факторы	198
8.1.4. Биологические ритмы	201
8.2. Экология популяций	202
8.2.1. Понятие о популяции	202
8.2.2. Статические показатели популяции	203
8.2.3. Динамические показатели популяции	205
8.2.4. Выживаемость и экологические стратегии	207
8.2.5. Регуляция численности популяций	209
8.3. Экология сообществ и экосистем	211
8.3.1. Понятие о биоценозе, биогеоценозе, экосистеме	211
8.3.2. Типы связей и взаимоотношений между организмами	213
8.3.3. Структура и функционирование экосистем	218
8.3.4. Биологическая продуктивность экосистем	221
8.3.5. Динамика экосистем	222
8.3.6. Природные и антропогенные экосистемы	223

8.3.6.1. Природные экосистемы (биомы)	223
8.3.6.2. Антропогенные экосистемы	224
8.4. Учение о биосфере	225
8.4.1. Геосферы Земли	225
8.4.2. Структура биосферы	228
8.4.3. Функции живого вещества	229
8.4.4. Круговорот веществ и поток энергии в биосфера	230
8.4.5. Биологическое разнообразие	236
8.4.6. Ноосфера	237
8.5. Человек и биосфера	239
8.5.1. Важнейшие экологические проблемы современности	239
8.5.2. Охрана природы и рациональное природопользование	243
Контрольные вопросы и задания	246
Глава 9. Бионика. Биотехнология	
9.1. Бионика	247
9.2. Биотехнология: микробиологический синтез, клеточная и генная инженерия	248
Контрольные вопросы и задания	249
Приложения	
Вклад некоторых ученых в развитие биологии	250
Некоторые знаменательные даты в развитии биологии	258
Основные теории, законы, правила и принципы биологии	263
Краткий словарь латинских и греческих префиксов, суффиксов, корней	269
Задачи по биологии	274
Задачи по молекулярной биологии	274
Задачи по генетике	277
Моногибридное скрещивание	277
Полное доминирование	277
Неполное доминирование	278
Дигибридное скрещивание	279
Генетика крови	280
Родословные	281
Сцепленное наследование и кроссинговер	283
Сцепленное с полом наследование	284
Генетика популяций	285
Литература	287

ЖИЗНЬ, ЕЕ СВОЙСТВА, УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И МНОГООБРАЗИЕ

1.1. Предмет, задачи и методы биологии

Биология (от греч. *bios* — жизнь и *logos* — слово, понятие, учение) — наука о живой природе. Термин «биология» был предложен в 1802 г. Ж.Б. Ламарком и Г.Р. Тревиранусом независимо друг от друга.

Многообразие живой природы настолько велико, что современная биология представляет собой комплекс биологических наук, значительно отличающихся одна от другой. При этом каждая имеет собственный предмет изучения, методы, цели и задачи.

Система биологических наук. Биологические науки можно подразделять по направлениям исследований.

1. Науки, изучающие систематические группы живых организмов: *вирусология* — наука о вирусах, *микробиология* — наука о микроорганизмах, *микология* — наука о грибах, *ботаника (фитология)* — наука о растениях, *зоология* — наука о животных, *антропология* — наука о человеке.

2. Науки, изучающие разные уровни организации всего живого: *молекулярная биология* — наука о свойствах и проявлении жизни на молекулярном уровне, *цитология* — наука о клетках, *гистология* — наука о тканях.

3. Науки, изучающие структуру, свойства и проявления жизни отдельных организмов: *анатомия* — наука о внутреннем строении, *морфология* — наука о внешнем строении, *физиология* — наука о жизнедеятельности целостного организма и его частей, *генетика* — наука о наследственности и изменчивости организмов.

4. Науки, изучающие структуру, свойства и проявления коллективной жизни и сообществ живых организмов: *экология* — наука об отношениях живых организмов между собой и окружающей их средой, *биогеография* — наука о закономерностях географического распространения живых организмов.

5. Науки о развитии живой материи: *биология индивидуального развития* — наука о развитии живого организма от момента его зарождения до смерти, *эволюционное учение* — наука об историческом развитии

живой природы, *палеонтология* — наука о развитии жизни в прошлые геологические времена.

6. Науки, использующие различные методы исследований: *биохимия* (на стыке биологии и химии) — наука о химических веществах и процессах в живых организмах; *биофизика* (на стыке биологии и физики) — наука о физических и физико-химических явлениях в живых организмах.

7. Прикладные науки: *биотехнология* — совокупность методов получения полезных для человека продуктов и явлений с помощью живых организмов, *бионика* — разработка технических устройств по подобию живых систем, *растениеводство*, *животноводство*, *ветеринария* и др.

Задачи биологии. Они состоят в изучении закономерностей проявления жизни (строения и функции живых организмов и их сообществ, распространение, происхождение и развитие, связи друг с другом и неживой природой); раскрытия сущности жизни; систематизации многообразия живых организмов.

Методы биологических исследований. Современная биология располагает широким набором методов исследования. Основные из них следующие:

1) *метод наблюдения и описания* — заключается в сборе и описании фактов;

2) *метод измерений* — использует измерения характеристик объектов;

3) *сравнительный метод* — основан на анализе сходства и различий изучаемых объектов;

4) *исторический метод* — изучает ход развития исследуемого объекта;

5) *метод эксперимента* — дает возможность изучать явления природы в заданных условиях;

6) *метод моделирования* — позволяет описывать сложные природные явления с помощью относительно простых моделей.

Связь биологии с другими науками. Биология тесно связана с фундаментальными науками (математикой, физикой, химией), естественными (геологией, географией, почвоведением), общественными (психологией, социологией), прикладными (биотехнологией, бионикой, растениеводством, охраной природы) и входит в комплекс естественных наук, т.е. наук о природе.

Значение биологии. Биология является теоретической основой таких наук, как медицина, психология, социология. Биологические знания используются в пищевой промышленности, фармакологии, сельском,

лесном и промысловом хозяйстве. Достижения биологии используются при решении глобальных проблем современности: взаимоотношения общества с окружающей средой, рационального природопользования и охраны природы, продовольственного обеспечения.

1.2. Признаки (свойства) живой материи

Отечественным ученым М. В. Волькенштейном (1965) предложено следующее определение: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот». Однако до сих пор общепризнанного определения понятия «жизнь» не существует. Но можно выделить *признаки (свойства) живой материи*, отличающие ее от неживой.

1. *Определенный химический состав* — живые организмы состоят из тех же химических элементов, что и объекты неживой природы, однако соотношение этих элементов различно. Основными элементами живых существ являются С, О, N и H.

2. *Клеточное строение* — все живые организмы, кроме вирусов, имеют клеточное строение. Вне клетки жизни нет.

3. *Обмен веществ и энергезависимость* — живые организмы являются открытыми системами, они зависят от поступления в них из внешней среды веществ и энергии.

4. *Саморегуляция (гомеостаз)* — живые организмы обладают способностью поддерживать гомеостаз — постоянство своего химического состава и интенсивность обменных процессов.

5. *Раздражимость* — живые организмы проявляют раздражимость, т.е. способность отвечать на определенные внешние воздействия специфическими реакциями.

6. *Наследственность* — живые организмы способны передавать признаки и свойства из поколения в поколение с помощью носителей информации — молекул ДНК и РНК.

7. *Изменчивость* — живые организмы способны приобретать новые признаки и свойства.

8. *Самовоспроизведение (размножение)* — живые организмы способны размножаться — воспроизводить себе подобных.

9. *Индивидуальное развитие (онтогенез)* — каждой особи свойствен онтогенез — индивидуальное развитие организма от зарождения до конца жизни (смерти или нового деления). Развитие сопровождается ростом.

10. *Эволюционное развитие* (филогенез) — живой материи в целом свойствен филогенез — историческое развитие жизни на Земле с момента ее появления до настоящего времени.

11. *Адаптация* — живые организмы способны адаптироваться, т.е. приспосабливаться к условиям окружающей среды.

12. *Ритмичность* — живые организмы проявляют ритмичность жизнедеятельности (суточную, сезонную и др.).

13. *Целостность и дискретность* — с одной стороны, вся живая материя целостна, определенным образом организована и подчиняется общим законам, с другой стороны, любая биологическая система состоит из обособленных, хотя и взаимосвязанных элементов.

14. *Иерархичность* — все живое, начиная с биополимеров (белков и нуклеиновых кислот) и кончая биосферой в целом, находится в определенной соподчиненности. Функционирование биологических систем на менее сложном уровне делает возможным существование более сложного уровня (см. следующий подраздел).

1.3. Уровни организации живой природы

Иерархичность организации живой материи позволяет условно подразделить ее на ряд уровней (рис. 1.1). *Уровень организации живой материи* — это функциональное место биологической структуры определенной степени сложности в общей иерархии живого.

Выделяют следующие уровни организации живой материи.

Молекулярный (молекулярно-генетический) уровень. На этом уровне живая материя организуется в сложные высокомолекулярные *органические соединения*, такие как белки, нуклеиновые кислоты и др.

Субклеточный (надмолекулярный) уровень. На этом уровне живая материя организуется в *органойды*: хромосомы, клеточную мембрану, эндоплазматическую сеть, митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы, рибосомы и другие субклеточные структуры.

Клеточный уровень. На этом уровне живая материя представлена клетками. *Клетка* — элементарная структурная и функциональная единица живого.

Органно-тканевой уровень. На этом уровне живая материя организуется в ткани и органы. *Ткань* — совокупность клеток, сходных по строению и функциям, а также связанных с ними межклеточных веществ. *Орган* — часть многоклеточного организма, выполняющая определенную функцию или функции.

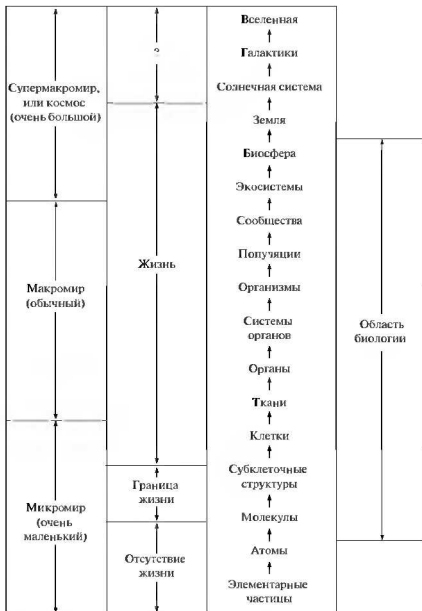


Рис. 1.1. Иерархия природных систем

Организменный (онтогенетический) уровень. На этом уровне живая материя представлена организмами. *Организм* (особь, индивид) — неделимая единица жизни, ее реальный носитель, характеризующийся всеми ее признаками.

Популяционно-видовой уровень. На этом уровне живая материя организуется в популяции. *Популяция* — совокупность особей одного вида, образующих обособленную генетическую систему, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида. *Вид* — совокупность особей (популяций особей), способных к скрещиванию с образованием плодового потомства и занимающих в природе определенную область (*ареал*).

Биоценотический уровень. На этом уровне живая материя образует биоценозы. *Биоценоз* — совокупность популяций разных видов, обитающих на определенной территории.

Биогеоценотический уровень. На этом уровне живая материя формирует биогеоценозы. *Биогеоценоз* — совокупность биоценоза и абиотических факторов среды обитания (климат, почва).

Биосферный уровень. На этом уровне живая материя формирует биосферу. *Биосфера* — оболочка Земли, преобразованная деятельностью живых организмов.

Необходимо отметить, что биогеоценотический и биосферный уровни организации живой материи выделяют не всегда, поскольку они представлены биокосными системами, включающими не только живое, но и неживое вещество. Также часто не выделяют субклеточный и органно-тканевой уровни, включая их в клеточный и организменный соответственно.

1.4. Систематика живых организмов

В настоящее время на Земле описано более 2,5 млн видов живых организмов. Однако реальное число видов на Земле в несколько раз больше, так как многие виды микроорганизмов, насекомых и других не учтены. Кроме того, считается, что современный видовой состав — это лишь около 5% от видового разнообразия жизни за период ее существования на Земле.

Для упорядочения такого многообразия живых организмов служат систематика, классификация и таксономия. *Систематика* — раздел биологии, занимающийся описанием, обозначением и классифика-

цией существующих и вымерших организмов по таксонам. **Классификация** — распределение всего множества живых организмов по определенной системе иерархически соподчиненных групп — таксонов. **Таксономия** — раздел систематики, разрабатывающий теоретические основы классификации. **Таксон** — искусственно выделенная человеком группа организмов, связанных той или иной степенью родства и в то же время достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определенную таксономическую категорию того или иного ранга.

В современной классификации существует следующая иерархия таксонов: царство, отдел (тип в систематике животных), класс, порядок (отряд в систематике животных), семейство, род, вид. Кроме того, выделяют промежуточные таксоны: над- и подцарства, над- и подотделы, над- и подклассы и т.д.

Систематика живых организмов постоянно изменяется и обновляется. В настоящее время она имеет следующий вид:

I. Неклеточные формы. Царство Вирусы.

II. Клеточные формы.

1. Надцарство Прокариоты (*Procariota*)¹:

- 1) царство Бактерии (*Bacteria*, *Bacteriobionta*);
- 2) царство Архебактерии (*Archaeobacteria*, *Archaeobacteriobionta*);
- 3) царство Прокариотические водоросли:
 - отдел Сине-зеленые водоросли, или Цианеи (*Cyanobionta*),
 - отдел Прохлорофитовые водоросли, или Прохлорофиты (*Prochlororhyta*).

2. Надцарство Эукариоты (*Eucariota*):

- 1) царство Растения (*Vegetabilia*, *Phitobiota* или *Plantae*):
 - подцарство Багрянки (*Rhodobionta*),
 - подцарство Настоящие водоросли (*Phycobionta*),
 - подцарство Высшие растения (*Embryobionta*);
- 2) царство Грибы (*Fungi*, *Mycobionta*, *Mycetalia* или *Mycota*):
 - подцарство Низшие грибы (одноклеточные) (*Myxobionta*),
 - подцарство Высшие грибы (многоклеточные) (*Mycobionta*),
- 3) царство Животные (*Animalia*, *Zoobionta*):
 - подцарство Простейшие, или Одноклеточные (*Protozoa*, *Protozoobionta*),
 - подцарство Многоклеточные (*Metazoa*, *Metazoobionta*).

¹ Ряд ученых выделяет в надцарстве Прокариоты одно царство Дробянки, которое включает три подцарства: Бактерии, Архебактерии и Цианобактерии.

Контрольные вопросы и задания

1. Что является предметом изучения биологии?
2. Как классифицируют биологические науки?
3. Каковы задачи биологии?
4. Охарактеризуйте методы биологии.
5. С какими науками связана биология?
6. Почему биология относится к естественным наукам?
7. Где используют достижения биологии?
8. Что такое жизнь? Какие признаки (свойства) отличают живую материю от неживой?
9. Назовите и охарактеризуйте уровни организации живой материи.
10. Что такое систематика, классификация и таксономия живых организмов? Систематизируйте существующие на Земле организмы.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Химический состав живых организмов можно выразить в двух видах: атомном и молекулярном. *Атомный (элементный) состав* характеризует соотношение атомов элементов, входящих в живые организмы. *Молекулярный (вещественный) состав* отражает соотношение молекул веществ.

2.1. Элементный состав

По относительному содержанию элементы, входящие в состав живых организмов, делят на три группы: макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы.

1. *Макроэлементы* — O, C, H, N (в сумме около 98—99%, их еще называют *основные*, или *органогены*), Ca, K, Si, Mg, P, S, Na, Cl, Fe (в сумме около 1—2%). Макроэлементы составляют основную массу процентного состава живых организмов (табл. 2.1).

2. *Микроэлементы* — Mn, Co, Zn, Cu, B, I, F, Mo и др. Их суммарное содержание в клетке составляет порядка 0,1%.

3. *Ультрамикроэлементы* — Se, U, Hg, Ra, Au, Ag и др. Их содержание в клетке очень незначительно (менее 0,01%), а физиологическая роль большинства из них не раскрыта.

Таблица 2.1

Содержание некоторых химических элементов

Элемент	В живых организмах, % от сырой массы	В земной коре, %	В морской воде, %
Кислород	65–75	49,2	85,8
Углерод	15–18	0,4	0,0035
Водород	8–10	1,0	10,67
Азот	1,5–3,0	0,04	0,37
Фосфор	0,20–1,0	0,1	0,003
Сера	0,15–0,2	0,15	0,09

Окончание

Элемент	В живых организмах, % от сырой массы	В земной коре, %	В морской воде, %
Калий	0,15–0,4	2,35	0,04
Хлор	0,05–0,1	0,2	0,06
Кальций	0,04–2,0	3,25	0,05
Магний	0,02–0,03	2,35	0,14
Натрий	0,02–0,03	2,4	1,14
Железо	0,01–0,015	4,2	0,00015
Цинк	0,0003	< 0,01	0,00015
Медь	0,0002	< 0,01	< 0,00001
Йод	0,0001	< 0,01	0,000015
Фтор	0,0001	0,1	2,07

Химические элементы, которые входят в состав живых организмов и при этом выполняют биологические функции, называют *биогенными*. Даже те из них, которые содержатся в клетках в ничтожно малых количествах, ничем не могут быть заменены и совершенно необходимы для жизни (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Роль биогенных элементов в живых организмах

Элемент	Символ элемента	Роль в живых организмах
Углерод	C	Входит в состав органических веществ, в форме карбонатов входит в состав раковин моллюсков, коралловых полипов, покровов тела простейших, бикарбонатной буферной системы (HCO_3^- , H_2CO_3)
Кислород	O	Входит в состав воды и органических веществ
Водород	H	То же
Азот	N	Входит в состав всех аминокислот, нуклеиновых кислот, АТФ, НАД, НАДФ, ФАД
Фосфор	P	Входит в состав нуклеиновых кислот, АТФ, НАД, НАДФ, ФАД, фосфолипидов, костной ткани, эмали зубов, фосфатной буферной системы (HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-)
Сера	S	Входит в состав серосодержащих аминокислот (цистеина, метионина), инсулина, витамина В ₁ , кофермента А, многих ферментов, участвует в формировании третичной структуры белка (образование дисульфидных связей), в бактериальном фотосинтезе (сера входит в состав бактериохлорофилла, H_2S является источником водорода), окислении соединений серы — источник энергии в хемосинтезе

Окончание

Элемент	Символ элемента	Роль в живых организмах
Хлор	Cl	Преобладающий отрицательный ион в организме, участвует в создании мембранных потенциалов клеток, осмотического давления для поглощения растениями воды из почвы и тургорного давления для поддержания формы клетки, процессах возбуждения и торможения в нервных клетках; входит в состав соляной кислоты желудочного сока
Натрий	Na	Главный внеклеточный положительный ион, участвует в создании мембранных потенциалов клеток (в результате работы натрий-калиевого насоса), осмотического давления для поглощения растениями воды из почвы и тургорного давления для поддержания формы клетки, в поддержании сердечного ритма (вместе с ионами K^+ и Ca^{2+})
Калий	K	Преобладающий положительный ион внутри клетки, участвует в создании мембранных потенциалов клеток (в результате работы натрий-калиевого насоса), поддержании сердечного ритма (вместе с ионами Na^+ и Ca^{2+}); активирует ферменты, участвующие в синтезе белка
Кальций	Ca	Входит в состав костей, зубов, раковин; участвует в регуляции избирательной проницаемости клеточной мембраны, процессах свертывания крови, поддержании сердечного ритма (вместе с ионами K^+ и Na^+), образовании желчи; активирует ферменты при сокращении поперечно-полосатых мышечных волокон
Магний	Mg	Входит в состав хлорофилла, многих ферментов
Железо	Fe	Входит в состав гемоглобина, миоглобина, некоторых ферментов
Медь	Cu	Входит в состав некоторых ферментов
Цинк	Zn	То же
Марганец	Mn	»
Молибден	Mo	»
Кобальт	Co	Входит в состав витамина B_{12}
Фтор	F	Входит в состав эмали зубов, костей
Йод	I	Входит в состав гормона щитовидной железы — тироксина
Бром	Br	Входит в состав витамина B_1
Бор	B	Влияет на рост растений

2.2. Молекулярный состав

Химические элементы входят в состав клеток в виде ионов и молекул неорганических и органических веществ. Важнейшие неорганические вещества клетки — вода и минеральные соли; важнейшие органические вещества — углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

Содержание химических веществ в клетке

<i>Вещество</i>	<i>Содержание, % от сырой массы</i>
Вода.....	75—85
Белки	10—15
Жиры	1—5
Углеводы	0,2—2,0
Нуклеиновые кислоты	1—2
Низкомолекулярные органические соединения	0,1—0,5
Неорганические соединения	1,0—1,5

2.2.1. Неорганические вещества

2.2.1.1. Вода

Вода — преобладающее вещество всех живых организмов. Среднее содержание воды в клетках большинства живых организмов составляет около 70%. Она обладает уникальными свойствами благодаря особенностям строения: молекулы воды имеют форму диполя и между ними образуются водородные связи. Вода в клетке присутствует в двух формах: *свободной* (95% всей воды клетки) и *связанной* (4—5% связаны с белками). В организме она выполняет разные функции.

Вода как растворитель. Вода считается лучшим из известных растворителей, в ней растворяется больше веществ, чем в любой другой жидкости. Многие химические реакции в клетке являются ионными, поэтому протекают только в водной среде. Молекулы воды полярны, поэтому вещества, молекулы которых также полярны, хорошо растворяются в воде, а вещества, молекулы которых не полярны, не растворяются (плохо растворяются) в воде. Вещества, растворяющиеся в воде, называются *гидрофильными* (спирты, сахара, альдегиды, аминокислоты), не растворяющиеся — *гидрофобными* (жирные кислоты, целлюлоза).

Вода как реагент. Вода участвует во многих химических реакциях: реакциях гидролиза, полимеризации, в процессе фотосинтеза и т.д.

Транспортная функция. Заключается в передвижении по организму вместе с водой растворенных в ней веществ к различным его частям и выведении непужных продуктов из организма.

Вода как термостабилизатор и терморегулятор. Эта функция обусловлена такими свойствами воды, как *высокая теплоемкость* (благодаря наличию водородных связей) — смягчает влияние на организм значительных перепадов температуры в окружающей среде; *высокая теплопроводность* (вследствие небольших размеров молекул) — позволяет организму поддерживать одинаковую температуру во всем его объеме; *высокая теплота испарения* (благодаря наличию водородных связей) — используется для охлаждения организма при потоотделении у млекопитающих и транспирации у растений.

Структурная функция. Цитоплазма клеток содержит обычно от 60 до 95% воды, и именно она придает клеткам их нормальную форму. У растений вода поддерживает тургор (упругость эндоплазматической мембраны), у некоторых животных служит гидростатическим скелетом (медузы, круглые черви). Это возможно благодаря такому свойству воды как полная несжимаемость.

2.2.1.2. Минеральные соли

Минеральные соли в водном растворе клетки диссоциируют на катионы и анионы. Наиболее важные *катионы* — K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , NH_4^+ , анионы — Cl^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , NO_3^- . Существенным является не только концентрация, но и соотношение отдельных ионов в клетке.

Минеральные соли выполняют в организме определенные функции.

Поддержание кислотно-щелочного равновесия. Наиболее важные буферные системы млекопитающих — фосфатная и бикарбонатная. *Фосфатная буферная система* (HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$) поддерживает pH внутриклеточной жидкости в пределах 6,9–7,4. *Бикарбонатная буферная система* (HCO_3^- , H_2CO_3) сохраняет pH внеклеточной среды (плазмы крови) на уровне 7,4.

Участие в создании мембранных потенциалов клеток. В составе наружной клеточной мембраны клетки имеются так называемые *ионные насосы*. Один из них — натрий-калиевый насос — белок, пронизывающий плазматическую мембрану, накачивает ионы натрия внутрь

клетки и выкачивает из нее ионы натрия. При этом на каждые два поглощенных иона калия выводятся три иона натрия. В результате образуется разность зарядов (потенциалов) внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки: внутренняя сторона заряжена отрицательно, наружная — положительно. Разность потенциалов необходима для передачи возбуждения по нерву или мышце.

Активация ферментов. Ионы Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, Mn, Co и других металлов являются компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов.

Создание осмотического давления в клетке. Более высокая концентрация ионов солей внутри клетки обеспечивает поступление в нее воды и создание тургорного давления.

Строительная (структурная) функция. Соединения азота, фосфора, серы и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма. Соли кальция и фосфора входят в состав костной ткани животных.

Кроме вышесказанного, соляная кислота входит в состав желудочного сока животных и человека, ускоряя процесс переваривания белков пищи. Остатки серной кислоты способствуют выведению чужеродных веществ из организма. Натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными компонентами минерального питания растений, их вносят в почву в качестве удобрений и т.д.

2.2.2. Органические вещества

Полимер — многозвеньевая цепь, в которой звеном является какое-либо относительно простое вещество — *мономер*. Полимеры бывают *линейные* и *разветвленные*, *гомополимеры* (все мономеры одинаковые — остатки глюкозы в крахмале) или *гетерополимеры* (мономеры разные — остатки аминокислот в белках), *регулярные* (группа мономеров в полимере периодически повторяется) и *нерегулярные* (в молекулах нет видимой повторяемости мономерных звеньев).

Биологические полимеры — полимеры, входящие в состав клеток живых организмов и продуктов их жизнедеятельности. Биополимерами являются белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды. Свойства биополимеров зависят от числа, состава и порядка расположения составляющих их мономеров. Изменение состава и последовательности

мономеров в структуре полимера приводит к значительному числу вариантов биологических макромолекул.

2.2.2.1. Углеводы

Углеводы — органические соединения, состоящие из одной или многих молекул простых сахаров. Содержание углеводов в животных клетках составляет 1—5%, а в некоторых клетках растений достигает 70%. Выделяют три группы углеводов: моносахариды (или простые сахара), олигосахариды (состоят из 2—10 молекул простых сахаров), полисахариды (состоят более чем из 10 молекул сахаров).

Моносахариды. Это кетонные или альдегидные производные многоатомных спиртов (рис. 2.1). В зависимости от числа атомов углерода различают *триозы*, *тетрозы*, *пентозы* (рибоза, дезоксирибоза), *гексозы* (глюкоза, фруктоза) и *гептозы*. В зависимости от функциональной группы сахара подразделяют на *альдозы*, имеющие в составе альдегидную группу (глюкоза, рибоза, дезоксирибоза), и *кетозы*, имеющие в составе кетонную группу (фруктоза). Моносахариды — бесцветные, твердые кристаллические вещества, легко растворимые в воде, имеющие, как правило, сладкий вкус. Они могут существовать в ациклических и циклических формах, которые легко превращаются друг в друга (рис. 2.2). Олиго- и полисахариды образуются из циклических форм моносахаридов.

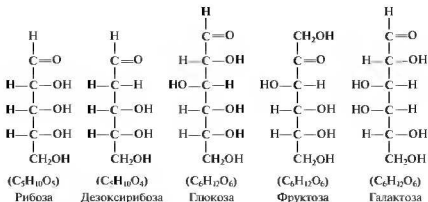


Рис. 2.1. Химическое строение некоторых моносахаридов

Олигосахариды. В природе в большей степени они представлены дисахаридами, состоящими из двух моносахаридов, связанных друг

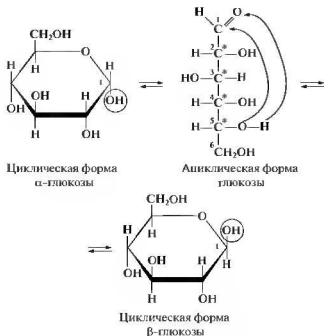


Рис. 2.2. Превращение ациклической и циклической форм глюкозы

с другом с помощью гликозидной связи. Наиболее часто встречаются *мальтоза*, или солодовый сахар, состоящий из двух молекул глюкозы, *лактоза*, входящая в состав молока и состоящая из галактозы и глюкозы; *сахароза*, или *свекловичный сахар*, включающий глюкозу и фруктозу. Дисахариды, как и моносахариды, растворимы в воде и обладают сладким вкусом.

Полисахариды. В полисахаридах простые сахара (глюкоза, галактоза и др.) соединены между собой гликозидными связями. Если присутствуют только 1—4 гликозидные связи, то образуется линейный, неразветвленный полимер (целлюлоза), если присутствуют и 1—4, и 1—6 связи, полимер будет разветвленным (крахмал, гликоген). Полисахариды утрачивают сладкий вкус и способность растворяться в воде.

Целлюлоза — линейный полисахарид, состоящий из молекул β-глюкозы, соединенных 1—4 связями. Она выступает главным компонентом клеточной стенки растений. Целлюлоза не растворима в воде и обладает большой прочностью. У жвачных животных целлюлозу расщепляют ферменты бактерий, постоянно обитающих в специ-

альном отделе желудка. *Крахмал* и *гликоген* — основные формы запаса глюкозы у растений и животных соответственно. Остатки α -глюкозы в них связаны 1—4 и 1—6 гликозидными связями. *Хитин* образует у членистоногих наружный скелет (панцирь), у грибов придает прочность клеточной стенке.

Соединяясь с липидами и белками, углеводы образуют *гликолипиды* и *гликопротеины*.

В организме углеводы выполняют разные функции.

Энергетическая функция. При окислении простых сахаров (в первую очередь *глюкозы*) организм получает основную часть необходимой ему энергии. При полном расщеплении 1 г глюкозы высвобождается 17,6 кДж энергии.

Запасающая функция. *Крахмал* (у растений) и *гликоген* (у животных, грибов и бактерий) играют роль источника глюкозы, высвобождая ее по мере необходимости.

Строительная (структурная) функция. *Целлюлоза* (у растений) и *хитин* (у грибов) придают прочность клеточным стенкам. *Рибоза* и *дезоксирибоза* входят в состав нуклеиновых кислот. *Рибоза* также входит в состав АТФ, ФАД, НАД, НАДФ.

Рецепторная функция. Узнавания клетками друг друга обеспечивается гликопротеинами, входящими в состав клеточных мембран. Утрата способности узнавать друг друга характерна для клеток злокачественных опухолей.

Защитная функция. *Хитин* образует покровы (наружный скелет) тела членистоногих.

2.2.2.2. Липиды

Липиды — жиры и жироподобные органические соединения, практически нерастворимые в воде. Их содержание в разных клетках сильно варьирует: от 2—3 до 50—90% в клетках семян растений и жировой ткани животных. В химическом отношении липиды, как правило, сложные эфиры жирных кислот и ряда спиртов (рис. 2.3). Они делятся на несколько классов. Наиболее распространены в живой природе нейтральные жиры, воска, фосфолипиды, стероиды. В состав большинства липидов входят жирные кислоты, молекулы которых содержат гидрофобный длинноцепочечный углеводородный «хвост» и гидрофильную карбоксильную группу.

Жиры — сложные эфиры трехатомного спирта глицерина и трех молекул жирных кислот. **Воска** — сложные эфиры многоатомных спир-



Рис. 2.3. Реакция образования жиров

тов и жирных кислот. *Фосфолипиды* имеют в молекуле вместо остатка жирной кислоты остаток фосфорной кислоты. *Стероиды* не содержат жирных кислот и имеют особую структуру.

Также для живых организмов характерны *липопротеины* — соединения липидов с белками без образования ковалентных связей и *гликолипиды* — липиды, в которых помимо остатка жирной кислоты содержится одна или несколько молекул сахара.

Функции липидов в организме различны.

Строительная (структурная) функция. Фосфолипиды вместе с белками являются основой биологических мембран. Стероид *холестерин* — важный компонент клеточных мембран у животных. Липопротеины и гликолипиды входят в состав мембран клеток некоторых тканей. Воск входит в состав пчелиных сот.

Гормональная (регуляторная) функция. Многие гормоны по химической природе являются стероидами. Например, *тестостерон* стимулирует развитие полового аппарата и вторичных половых признаков, характерных для мужчин; *прогестерон* (гормон беременности) способствует имплантации яйцеклетки в матку, задерживает созревание и овуляцию фолликулов, стимулирует рост молочных желез; *кортизон* и *кортикостерон* влияют на обмен углеводов, белков, жиров, обеспечивая адаптацию организма к большим мышечным нагрузкам.

Энергетическая функция. При окислении 1 г жирных кислот высвобождается 38,9 кДж энергии и синтезируется в 2 раза больше АТФ, чем при расщеплении такого же количества глюкозы. У позвоночных половина энергии, потребляемой в состоянии покоя, образуется за счет окисления жирных кислот.

Запасаящая функция. В виде жиров хранится значительная часть энергетических запасов организма: твердые жиры у животных, жидкие

жиры (масла) у растений, например у подсолнечника, сои, клеверины. Кроме того, жиры служат в качестве источника воды (при сгорании 1 г жира образуется 1,1 г воды). Это особенно ценно для пустынных и арктических животных, испытывающих дефицит свободной воды.

Защитная функция. У млекопитающих подкожный жир выступает в качестве термоизолятора (защита от охлаждения) и амортизатора (защита от механических воздействий). Воск покрывает эпидермис растений, кожу, перья, шерсть, волосы животных, предохраняя от смачивания.

2.2.2.3. Белки

Белки представляют собой самый многочисленный и наиболее разнообразный класс органических соединений клетки. Это биологические гетерополимеры, мономерами которых являются аминокислоты.

По химическому составу **аминокислоты** — это соединения, содержащие одну карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) и одну аминную ($-\text{NH}_2$), связанные с одним атомом углерода, к которому присоединена боковая цепь — какой-либо радикал R (рис. 2.4). Именно радикал придает аминокислоте ее неповторимые свойства.

В образовании белков участвуют только 20 аминокислот (см. рис. 2.4). Они называются *фундаментальными*, или *основными*: аланин, метионин, валин, пролин, лейцин, изолейцин, триптофан, фенилаланин, аспарагин, глутамин, серин, глицин, тирозин, треонин, цистеин, аргинин, гистидин, лизин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты. Некоторые из аминокислот не синтезируются в организмах животных и человека и должны поступать с растительной пищей. Они называются *незаменимыми*: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин.

Аминокислоты, соединяясь друг с другом ковалентными пептидными связями, образуют различной длины пептиды (рис. 2.5). *Пептидной (амидной)* называется ковалентная связь, образованная карбоксильной группой одной аминокислоты и аминной группой другой.

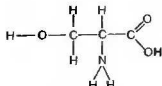
Белки представляют собой высокомолекулярные полипептиды, в состав которых входят от ста до нескольких тысяч аминокислот.

Выделяют четыре уровня организации белков (рис. 2.6).

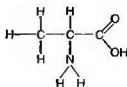
Первичная структура (последовательность аминокислот в полипептидной цепи). Образуется за счет ковалентных пептидных связей между аминокислотными остатками. Первичная структура определяется последовательностью нуклеотидов в участке молекулы ДНК, коди-



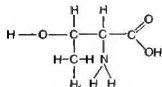
Глицин (гли)



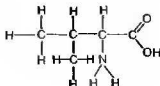
Серин (сер)



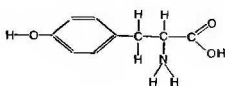
Аланин (ала)



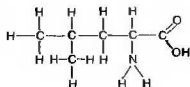
Треонин (тре)



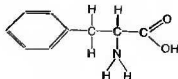
Валин (вал)



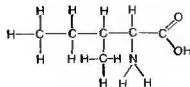
Тирозин (тир)



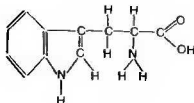
Лейцин (лей)



Фенилаланин (фен)

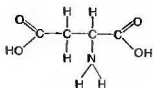


Изолейцин (иле)

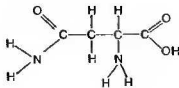


Триптофан (три)

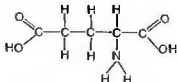
Рис. 2.4. Химические



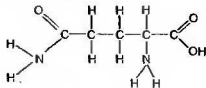
Аспарагиновая кислота (асп)



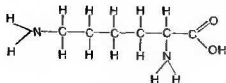
Аспарагин (асн)



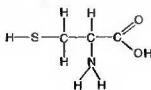
Глутаминовая кислота (глу)



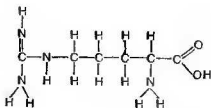
Глутамин (гли)



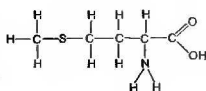
Лизин (лиз)



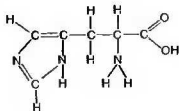
Цистеин (цис)



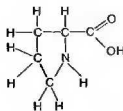
Аргинин (арг)



Метионин (мет)



Гистидин (гис)



Пролин (про)

формулы аминокислот

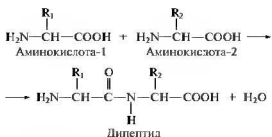


Рис. 2.5. Реакция образования пептидов

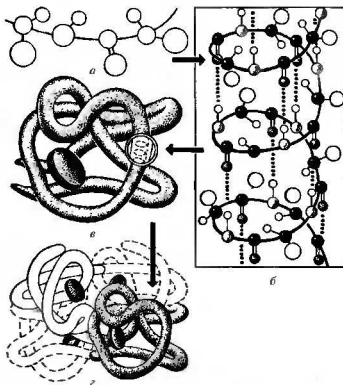


Рис. 2.6. Строение белковой молекулы (глобулярный белок).

а — первичная, *б* — вторичная, *в* — третичная, *г* — четвертичная структуры

рующем данный белок. Первичная структура любого белка уникальна и определяет его форму, свойства и функции. Молекулы белков могут принимать различные *пространственные формы (конформации)*. Суще-

ствуют вторичная, третичная и четвертичная пространственные структуры белковой молекулы.

Вторичная структура. Образуется укладкой полипептидных цепей в α -спираль или β -структуру. Она поддерживается за счет водородных связей между атомами водорода групп NH— и атомами кислорода групп CO— . α -Спираль формируется в результате скручивания полипептидной цепи в спираль с одинаковыми расстояниями между витками. Она характерна для *глобулярных белков*, имеющих сферическую форму глобулы. β -Структура представляет собой продольную укладку трех полипептидных цепей. Она характерна для *фибрилярных белков*, имеющих вытянутую форму фибриллы.

Третичная структура. Образуется при сворачивании спирали в клубок (глобулу, домен). Домены — глобулоподобные образования с гидрофобной сердцевиной и гидрофильным наружным слоем. Третичная структура формируется за счет связей, образующихся между радикалами (R) аминокислот, за счет ионных, гидрофобных и дисперсионных взаимодействий, а также за счет образования дисульфидных (S—S) связей между радикалами цистеина.

Четвертичная структура. Характерна для сложных белков, состоящих из двух и более полипептидных цепей (глобул), не связанных ковалентными связями, а также для белков, содержащих небелковые компоненты (ионы металлов, коферменты). Четвертичная структура поддерживается в основном силами межмолекулярного притяжения и в меньшей степени — водородными и ионными связями.

Конфигурация белка зависит от последовательности аминокислот, но на нее могут влиять и конкретные условия, в которых находится белок.

Утрата белковой молекулой своей структурной организации называется *денатурацией* (рис. 2.7). Денатурация может быть обратимой и необратимой. При обратимой денатурации разрушается четвертичная, третичная и вторичная структуры, но благодаря сохранению первичной структуры при возвращении нормальных условий возможна *ренатурация* белка — восстановление нормальной (нативной) конформации. При необратимой денатурации происходит разрушение первичной структуры белка. Денатурация может быть вызвана высокой температурой (выше $45\text{ }^{\circ}\text{C}$), обезвоживанием, жестким излучением и другими факторами. Изменение конформации (пространственной структуры) белковой молекулы лежит в основе ряда функций белков (сигнальные, антигенные свойства и др.).

По химическому составу различают простые и сложные белки. **Простые белки** состоят только из аминокислот (фибрилярные белки,

антитела — иммуноглобулины). **Сложные белки** содержат белковую часть и небелковую — *протетические группы*. Различают *липопротеины* (содержат липиды), *гликопротеины* (углеводы), *фосфопротеины* (одну или несколько фосфатных групп), *металлопротеины* (различные металлы), *нуклеопротеины* (нуклеиновые кислоты). Протетические группы обычно играют важную роль при выполнении белком его биологической функции.

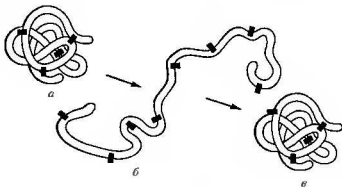


Рис. 2.7. Денатурация белка:
а — молекула белка до денатурации; б — денатурированный белок; в — ренатурация (восстановление) молекулы белка

Функции белков различны.

Каталитическая (ферментативная) функция. Все ферменты являются белками. Белки-ферменты катализируют протекание в организме химических реакций. Например, *каталаза* разлагает перекись водорода, *амилаза* — гидролизует крахмал, *липаза* — жиры, *трипсин* — белки, *нуклеаза* — нуклеиновые кислоты, *ДНК-полимераза* катализирует удвоение ДНК.

Строительная (структурная) функция. Ее осуществляют фибриллярные белки. Например, *кератин* содержится в ногтях, волосах, шерсти, перьях, рогах, копытах; *коллаген* — в костях, хрящах, сухожилиях; *эластин* — в связках, стенках кровеносных сосудов.

Транспортная функция. Ряд белков способен присоединять и переносить различные вещества. Например, *гемоглобин* переносит кислород и углекислый газ, белки-переносчики осуществляют облегченную диффузию через плазматическую мембрану клетки.

Гормональная (регуляторная) функция. Многие гормоны являются белками, пептидами, гликопептидами. Например, *соматотропин* регулирует рост; *инсулин* и *глюкагон* регулируют уровень глюкозы в крови: инсулин повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы,

что усиливает ее расщепление в тканях, отложение гликогена в печени, глюкагон способствует превращению гликогена печени в глюкозу.

Защитная функция. Например, *иммуноглобулины* крови являются антителами; *интерфероны* — универсальные противовирусные белки; *фибрин* и *тромбин* участвуют в свертывании крови.

Сократительная (двигательная) функция. Например, *актин* и *миозин* образуют микрофиламенты и осуществляют сокращение мышц, *тубулин* образует микротрубочки и обеспечивает работу веретена деления.

Рецепторная (сигнальная) функция. Например, гликопротеины входят в состав гликокаликса и воспринимают информацию из окружающей среды; *опсин* — составная часть светочувствительных пигментов родопсина и йодопсина, находящихся в клетках сетчатки глаза.

Энергетическая функция. При расщеплении 1 г белков высвобождается 17,6 кДж энергии, необходимой для жизнедеятельности организма.

Запасная функция. Например, *альбумин* запасает воду в яичном желтке, *миоглобин* содержит запас кислорода в позвоночных мышцах, белки семян бобовых растений являются хранилищем запаса питательных веществ для зародыша.

Белки-ферменты катализируют протекание в организме химических реакций. Эти реакции в силу энергетических причин сами по себе либо вообще не протекают в организме, либо протекают слишком медленно.

Ферментативную реакцию можно выразить следующим образом:



где **E** — фермент; **S** — субстрат; **ES** — фермент-субстратный комплекс; **P** — продукты реакции.

Субстрат обратимо реагирует с ферментом с образованием фермент-субстратного комплекса, который затем распадается с образованием продукта реакции. Фермент не входит в состав конечных продуктов реакции.

В молекуле фермента имеется *активный центр*, состоящий из двух участков — *сорбционного* (отвечает за связывание фермента с молекулой субстрата) и *каталитического* (отвечает за протекание собственно катализа). В ходе реакции фермент связывает субстрат, последовательно изменяет его конфигурацию, образуя ряд промежуточных молекул, дающих в конечном итоге продукты реакции.

Отличие ферментов от катализаторов неорганической природы состоит в следующем:

- 1) один фермент катализирует только один тип реакций;
- 2) активность ферментов ограничена довольно узкими температурными рамками (обычно 35—45 °С);
- 3) ферменты активны при определенных значениях pH (большинство в слабощелочной среде).

2.2.2.4. Нуклеиновые кислоты

Мононуклеотиды. Мононуклеотид состоит из одного азотистого основания (рис. 2.8) — *пуринового* (аденин — А, гуанин — Г) или *пиримидинового* (цитозин — Ц, тимин — Т, урацил — У), сахара-пентозы (рибоза или дезоксирибоза) и 1—3 остатков фосфорной кислоты (рис. 2.9, 2.10).

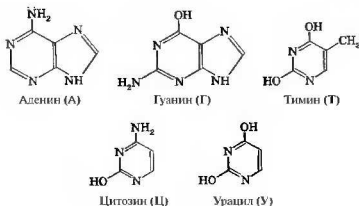


Рис. 2.8. Химическое строение азотистых оснований

В зависимости от числа фосфатных групп различают моно-, ди- и трифосфаты нуклеотидов, например аденозинмонофосфат — АМФ, гуанозиндифосфат — ГДФ, уридинтрифосфат — УТФ, тимидинтрифосфат — ТТФ и т.д.

Функции мононуклеотидов:

1) *строительная (структурная)* — наиболее важная роль нуклеотидов состоит в том, что они служат строительными блоками для сборки полинуклеотидов: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота);

2) *энергетическая* — АТФ является универсальным переносчиком и хранителем энергии в клетке, участвует как источник энергии почти во всех внутриклеточных реакциях;

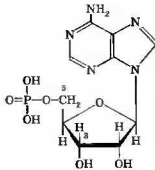


Рис. 2.9. Химическое строение аденозинмонофосфата (АМФ)

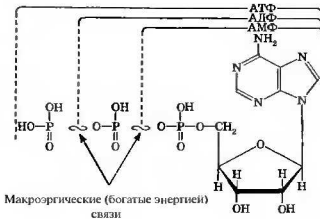


Рис. 2.10. Химическое строение аденозинтрифосфата (АТФ)

3) *транспортная* — производные нуклеотидов служат переносчиками некоторых химических групп, например НАД (никотинамидадениндинуклеотида) и ФАД (флавинадениндинуклеотид) — переносчики атомов водорода.

Полинуклеотиды (нуклеиновые кислоты). Это полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Существуют два типа нуклеиновых кислот: ДНК и РНК. В состав нуклеотидов ДНК и РНК входят следующие компоненты:

- 1) *азотистое основание* (в ДНК: аденин, гуанин, цитозин и тимин; в РНК: аденин, гуанин, цитозин и урацил);
- 2) *сахар-пентоза* (в ДНК — дезоксирибоза, в РНК — рибоза);
- 3) *остаток фосфорной кислоты.*

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — линейный полимер, состоящий из четырех типов мономеров: нуклеотидов А, Т, Г и Ц, связанных друг с другом ковалентной связью через остатки фосфорной кислоты (рис. 2.11, 2.12). Молекула ДНК состоит из двух спирально закрученных цепей (двойная спираль). При этом между аденином и тиминном образуются две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три. Эти пары азотистых оснований называют *комплементарными*. В молекуле ДНК они всегда расположены друг против друга. Цепи в молекуле ДНК противоположно направлены. Пространственная структура молекулы ДНК была установлена в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком.

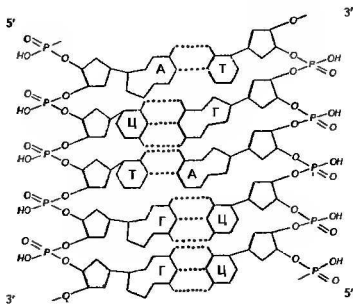


Рис. 2.11. Участок двойной спирали ДНК

Связываясь с белками, молекула ДНК образует хромосому. *Хромосома* — комплекс одной молекулы ДНК с белками. Молекулы ДНК эукариотических организмов (грибов, растений и животных) линейны, незамкнуты, связаны с белками, образуют хромосомы. У прокариот (бактерий) ДНК замкнута в кольцо, не связана с белками, не образует линейную хромосому.

Функции ДНК: *хранение, передача и воспроизведение в ряду поколений генетической информации; ДНК определяет, какие белки и в каких количествах необходимо синтезировать.*

РНК (рибонуклеиновая кислота) в отличие от ДНК вместо дезоксирибозы содержит рибозу, а вместо тимина — урацил. РНК, как правило, имеют лишь одну цепь, более короткую, чем цепи ДНК. Двухцепочечные РНК встречаются у некоторых вирусов.

Существуют разные виды РНК:

1) **информационная (матричная) РНК — иРНК (мРНК)**. Имеет незамкнутую цепь. Служит в качестве матрицы для синтеза белков, перенося информацию об их структуре с молекулы ДНК к рибосомам в цитоплазму;

2) **транспортная РНК — тРНК**. Доставляет аминокислоты к синтезируемой молекуле белка. Молекула тРНК состоит из 70–90 нуклеотидов и благодаря внутрицепочечным комплементарным взаимодействиям приобретает характерную вторичную структуру в виде «клеверного листа» (рис. 2.13);

3) **рибосомальная РНК — рРНК**. В комплексе с рибосомными белками образует рибосомы — органоиды, на которых происходит синтез белка.

В клетке на долю мРНК приходится около 5%, тРНК — около 10%, и рРНК — около 85% всей клеточной РНК.

Функции РНК: участие в биосинтезе белков.

Самоудвоение ДНК. Молекулы ДНК обладают способностью, присущей ни одной другой молекуле — способностью к удвоению. Процесс удвоения молекул ДНК называется **репликацией** (рис. 2.14). В основе репликации лежит принцип комплементарности — образование водородных связей между нуклеотидами А и Т, Г и Ц.

Этот процесс осуществляют ферменты ДНК-полимеразы. Под их воздействием цепи молекулы ДНК разделяются на небольшом отрезке молекулы. На цепи материнской молекулы достраиваются дочерние цепи. Затем расплетается новый отрезок, и цикл репликации повторяется. В результате образуются дочерние молекулы ДНК, ничем не отличающиеся друг от друга и от материнской молекулы. В процессе деления клетки дочерние молекулы ДНК распределяются между образующимися клетками.

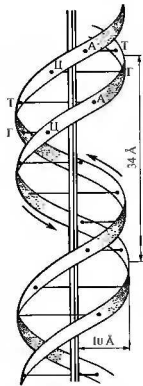


Рис. 2.12. Схема строения молекулы ДНК (по Д. Уотсону и Ф. Крику)

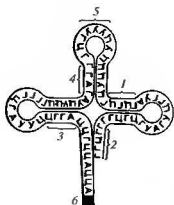


Рис. 2.13. Строение тРНК

1—4 — участки комплементарного соединения внутри одной цепочки РНК, 5 — участок комплементарного соединения с молекулой мРНК, 6 — участок (активный центр) соединения с аминокислотой

Так осуществляется передача информации из поколения в поколение.

Под действием различных факторов внешней среды (ультрафиолетового излучения, различных химических веществ) молекула ДНК может повреждаться. Происходят разрывы цепей, ошибочные замены азотистых оснований нуклеотидов и др. Кроме того, изменения в ДНК могут происходить самопроизвольно, например, в результате **рекомбинации** — обмена фрагментами ДНК. Происшедшие изменения в наследственной информации также передаются потомству.

В некоторых случаях молекулы ДНК способны «исправлять» возникающие в ее цепях изменения. Эта способность называется **репарацией**. В восстановлении исходной структуры ДНК участвуют белки, которые узнают измененные участки ДНК и удаляют их из цепи, тем самым восстанавливая правильную последовательность нуклеотидов, сшивая восстановленный фрагмент с остальной молекулой ДНК.

Сравнительная характеристика ДНК и РНК приведена в табл. 2.3.

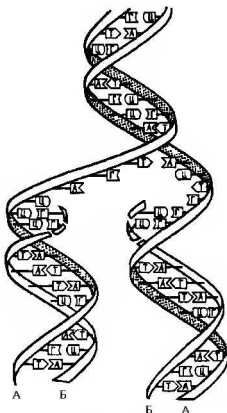


Рис. 2.14. Репликация (самоудвоение) ДНК.
А — старая цепь, Б — новая цепь

Таблица 2.3

Сравнительная характеристика ДНК и РНК

Признак	ДНК	РНК
Местонахождение в клетке	Ядро, митохондрии, плазмиды. Цитоплазма у прокариот	Ядро, митохондрии, рибосомы, цитоплазма, хлоропласты
Местонахождение в ядре	Хромосомы	Кариоплазма, ядрышко (рРНК)
Строение макромолекулы	Двуцепочечный (как правило) линейный полинуклеотид, свернутый в правозакрученной спиралью, с водородными связями между двумя цепями	Одноцепочечный (как правило) полинуклеотид. Некоторые вирусы имеют двуцепочечную РНК
Мономеры	Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды
Состав нуклеотида	Азотистое основание (пуриновое — аденин, гуанин, пиримидиновое — тимин, цитозин), углевод (дезоксирибоза); остаток фосфорной кислоты	Азотистое основание (пуриновое — аденин, гуанин, пиримидиновое — урацил, цитозин); углевод (рибоза); остаток фосфорной кислоты
Типы нуклеотидов	Адениловый (А), гуаниловый (Г), тимидиловый (Т), цитидиловый (Ц)	Адениловый (А), гуаниловый (Г), уридиловый (У), тимидиловый (Т)
Свойства	Способна к самоудвоению (репликации) по принципу комплементарности: А=Т, Т=А, Г=Ц, Ц=Г. Стабильна	Не способна к самоудвоению. Лабильна. Генетическая РНК вирусов способна к репликации
Функции	Химическая основа хромосомного генетического материала (гена); синтез ДНК, синтез РНК, информация о структуре белков	Информационная (и РНК) переносит информацию о структуре белка с молекулы ДНК к рибосомам в цитоплазму; транспортная (т РНК) переносит аминокислоты к рибосомам; рибосомальная (рРНК) входит в состав рибосом, митохондриальная и плазмидная входят в состав рибосом этих оргanelл

Контрольные вопросы и задания

1. Как классифицируют элементы по их относительному содержанию в живых организмах? Какие элементы входят в состав каждой из групп?
2. Какие элементы называют биогенными?
3. Какие важнейшие неорганические и органические вещества входят в состав живых организмов?
4. Какие биологические функции выполняет вода?
5. Какие биологические функции выполняют минеральные соли?
6. Какие биологические функции выполняют углеводы?
7. Какие биологические функции выполняют липиды?
8. Перечислите основные особенности строения белков.
9. Какие биологические функции выполняют белки?
10. Каковы основные особенности строения нуклеиновых кислот?
11. Какие биологические функции выполняют нуклеиновые кислоты?
12. Что такое репликация ДНК и как она происходит?
13. Дайте сравнительную характеристику ДНК и РНК.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

3.1. Клеточная теория

Становление клеточной теории:

1. Роберт Гук в 1665 г. обнаружил клетки в срезе пробки и впервые применил термин «клетка».
2. Антони ван Левенгук открыл одноклеточные организмы.
3. Маттиас Шлейден в 1838 г. и Томас Шванн в 1839 г. сформулировали основные положения клеточной теории. Однако они ошибочно считали, что клетки возникают из первичного неклеточного вещества.
4. Рудольф Вирхов в 1858 г. доказал, что все клетки образуются из других клеток путем клеточного деления.

Основные положения клеточной теории:

1. Клетка является *структурной единицей* всего живого. Все живые организмы состоят из клеток (исключение составляют вирусы).
2. Клетка является *функциональной единицей* всего живого. Клетка проявляет весь комплекс жизненных функций.
3. Клетка является *единицей развития* всего живого. Новые клетки образуются только в результате деления исходной (материнской) клетки.
4. Клетка является *генетической единицей* всего живого. В хромосомах клетки содержится информация о развитии всего организма.
5. Клетки всех организмов сходны по химическому составу, строению и функциям.

3.2. Типы клеточной организации

Среди живых организмов только вирусы не имеют клеточного строения. Все остальные организмы представлены клеточными формами жизни. Различают два типа клеточной организации: прокариотический и эукариотический. К прокариотам относят бактерии и цианобактерии (сине-зеленые), к эукариотам — растения, грибы и животных.

Прокариотические клетки (рис. 3.1) устроены сравнительно просто, они не имеют ядра. Область расположения ДНК в цитоплазме называ-

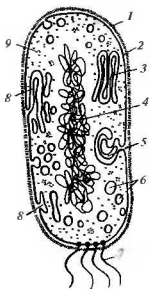


Рис. 3.1. Строение прокариотической клетки: 1 — клеточная стенка; 2 — наружная цитоплазматическая мембрана; 3 — стопки мембран, в которых осуществляется фотосинтез; 4 — кольцевидная молекула ДНК; 5 — мезосома (плотно упакованные складки наружной цитоплазматической мембраны); 6 — вакуоли; 7 — жгутики; 8 — впячивание наружной цитоплазматической мембраны; 9 — рибосома

ется нуклеоид. Единственная молекула ДНК — кольцевая и не связана с белками; клетки меньше эукариотических, в состав клеточной стенки входит гликопептид — муреин; мембранные органоиды отсутствуют, их функции выполняют впячивания плазматической мембраны (мезосомы); рибосомы мелкие, микротрубочки отсутствуют, поэтому цитоплазма неподвижна, а реснички и жгутики имеют особую структуру.

Эукариотические клетки (рис. 3.2) имеют ядро, в котором находятся хромосомы — линейные молекулы ДНК, связанные с белками, в цитоплазме расположены различные мембранные органоиды.

Растительные клетки отличаются наличием толстой целлюлозной клеточной стенки, пластида, крупной центральной вакуоли, смещающей ядро к периферии. Клеточный центр высших растений не содержит центриоли. Запасным углеводом является крахмал.

Клетки грибов имеют клеточную стенку, содержащую хитин; в цитоплазме имеется центральная вакуоль, отсутствуют пластиды. Только у некоторых грибов в клеточном центре встречается

центриоль. Главным резервным углеводом является гликоген.

Животные клетки не имеют клеточной стенки, не содержат пластид и центральной вакуоли, для клеточного центра характерна центриоль. Запасным углеводом является гликоген.

В зависимости от количества клеток, из которых состоят организмы, их делят на одноклеточные и многоклеточные.

Одноклеточные организмы состоят из одной-единственной клетки, выполняющей функции целостного организма. Одноклеточными являются все прокариоты, а также простейшие, некоторые зеленые водоросли и грибы.

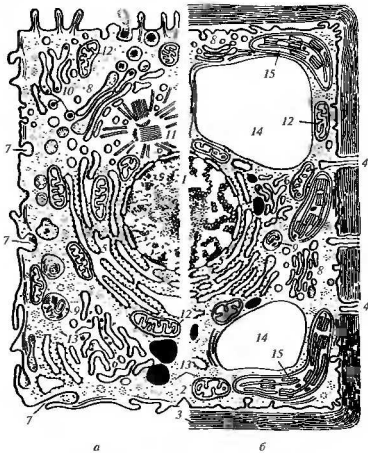


Рис. 3.2. Строение эукариотической клетки.

а — клетка животного организма; *б* — растительная клетка. 1 — ядро с хроматином и ядрышком, 2 — наружная цитоплазматическая мембрана; 3 — клеточная стенка, 4 — плазмодесма; 5 — шероховатый эндоплазматический ретикулум; 6 — гладкий эндоплазматический ретикулум, 7 — пиноцитозные вакуоли, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосома; 10 — жировые включения, 11 — центриоль, 12 — митохондрии, 13 — полирибосомы; 14 — вакуоли, 15 — хлоропласт

Тело **многоклеточных организмов** состоит из множества клеток, объединенных в ткани, органы и системы органов. Клетки многоклеточного организма специализированы для выполнения определенной функции и могут существовать вне организма лишь в микросреде, близкой к физиологической (например, в условиях культуры тканей).

Клетки в составе многоклеточного организма различаются по размерам, форме, структуре и выполняемым функциям. Несмотря на индивидуальные особенности все клетки построены по единому плану и имеют много общего.

3.3. Строение эукариотической клетки

Все клетки состоят из трех основных частей:

- 1) *клеточной оболочки* (ограничивает клетку от окружающей среды);
- 2) *цитоплазмы* (составляет внутреннее содержимое клетки);
- 3) *ядра* (у прокариот — нуклеоид) — содержит генетический материал клетки.

3.3.1. Клеточная оболочка

Строение клеточной оболочки. Основу клеточной оболочки составляет *плазматическая мембрана (наружная клеточная мембрана, плазмолемма)* — биологическая мембрана, ограничивающая внутреннее содержимое клетки от внешней среды.

Все биологические мембраны представляют собой двойной слой липидов, гидрофобные концы которых обращены внутрь, а гидрофильные головки — наружу (рис. 3.3).

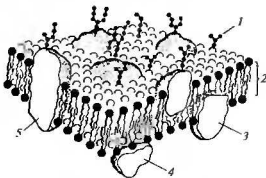


Рис. 3.3. Строение биологической мембраны:

- 1 — гликокаликс; 2 — двойной слой липидов; 3 — погруженный (полуинтегральный) белок; 4 — поверхностный (периферический) белок; 5 — интегральный (погруженный) белок

Кроме липидов в состав мембраны входят белки: периферические, погруженные (полуинтегральные) и пронизывающие (интегральные). Периферические белки прилегают к билипидному слою с внутренней или внешней стороны, полуинтегральные — частично встроены в мембрану, интегральные — проходят через всю толщину мембраны. Белки способны перемещаться в плоскости мембраны.

Мембранные белки выполняют различные функции: транспорт различных молекул; получение и преобразование сигналов из окружающей среды; поддержание структуры мембран. Наиболее важное свойство мембран — *избирательная проницаемость*.

Плазматические мембраны животных клеток имеют снаружи слой *гликокаликса*, состоящий из гликопротеинов и гликолипидов и выполняющий сигнальную и рецепторную функции. Он играет важную роль в объединении клеток в ткани.

Плазматические мембраны растительных клеток покрыты *клеточной стенкой* из целлюлозы (рис. 3.4). Поры в стенке позволяют пропускать воду и небольшие молекулы, а жесткость обеспечивает клетке механическую опору и защиту.

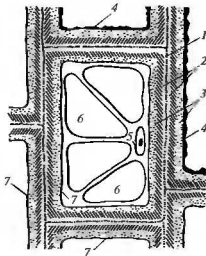


Рис. 3.4. Строение клеточной стенки растений

1 — срединная пластинка; 2 — первичная оболочка, 3 — вторичная оболочка, 4 — третичная оболочка; 5 — ядро, 6 — вакуоль, 7 — плазматическая мембрана

Функции клеточной оболочки. Клеточная оболочка выполняет следующие функции: определяет и поддерживает форму клетки; защища-

ет клетку от механических воздействий и проникновения повреждающих биологических агентов; ограничивает внутреннее содержимое клетки; регулирует обмен веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивая постоянство внутриклеточного состава; осуществляет узнавание многих молекулярных сигналов (например, гормонов); участвует в формировании межклеточных контактов и различного рода специфических выпячиваний цитоплазмы (ресничек, жгутиков).

Механизмы проникновения веществ в клетку. Между клеткой и окружающей средой постоянно происходит обмен веществ. Ионы и небольшие молекулы транспортируются через мембрану путем пассивного или активного транспорта, макромолекулы и крупные частицы — путем эндо- и экзоцитоза (табл. 3.1).

Пассивный транспорт — перемещение веществ по градиенту концентрации; осуществляется без затрат энергии путем простой диффузии, осмоса или облегченной диффузии с помощью белков-переносчиков (рис. 3.5).

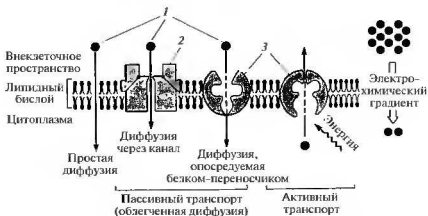


Рис. 3.5. Пассивный и активный транспорт

1 — транспортируемая молекула, 2 — белковый канал, 3 — белок-переносчик

Диффузия — транспорт ионов и молекул через мембрану из области с высокой в область с низкой их концентрацией, т.е. по градиенту концентрации. Диффузия может быть простой и облегченной. Если вещества хорошо растворимы в жирах, то они проникают в клетку путем простой диффузии. Например, кислород, потребляемый клетками при дыхании, и углекислый газ в растворе быстро диффундируют через мембраны. Вода способна проходить также через мембранные

Таблица 3.1
Способы переноса веществ через плазматическую мембрану

Способ переноса	Направление переноса	Переносимые вещества	Затраты энергии	Описание способа
Пассивный транспорт: диффузия				
через липидный слой	По градиенту концентрации	O_2 , CO_2 , мочевина, этанол	Без затрат энергии (пассивный процесс)	Мелкие нейтральные молекулы просачиваются между молекулами липидов. Гидрофобные вещества, как правило, диффундируют быстрее гидрофильных. Ионы и крупные молекулы не могут пересечь липидный барьер
через белковые поры	По градиенту концентрации	Ионы (в том числе Ca^{2+} , K^+ , Na^+), вода	Без затрат энергии (пассивный процесс)	Трансмембранные (интегральные) белки могут иметь водные каналы, по которым ионы или полярные молекулы пересекают мембрану, минуя гидрофобные хвосты липидов
облегченная диффузия	По градиенту концентрации	Глюкоза, лактоза, аминокислоты, нуклеотиды, глицерин	Без затрат энергии (пассивный процесс)	Белок-переносчик, находящийся в клеточной мембране, на одной стороне мембраны присоединяет молекулу или ион. Это изменяет форму молекулы переносчика, и его положение в мембране изменяется так, что молекула или ион выделяются уже с другой стороны мембраны
Активный транспорт	Против градиента концентрации	Na^+ и K^+ , H^+ , аминокислоты в кишечнике, Ca^{2+} в мышцах, Na^+ и глюкоза в почках	С затратами энергии (активный процесс)	Как и облегченная диффузия, осуществляется белками-переносчиками. Но в данном случае изменение формы молекулы переносчика (ее конформация) вызывается присоединением не молекулы переносимого вещества, а фосфатной группы, отделившейся от молекулы АТФ в ходе гидролиза

Окончание

Способ переноса	Направление переноса	Переносимые вещества	Затраты энергии	Описание способа
				Процесс идет за счет энергии, выделяющейся при гидролизе АТФ. После изменения формы переносчика транспортируемая молекула оказывается уже по другую сторону мембраны
Фагоцитоз	Против градиента концентрации	Крупные макромолекулы и твердые частицы	С затратами энергии (активный процесс)	В месте контакта с частицами мембрана впячивается, затем формируется пузырек, который отщупывается от плазматической мембраны и поступает в цитоплазму. Характерен для амебoidных простейших, кишечнорастворимых, клеток крови — лейкоцитов, клеток капилляров костного мозга, селезенки, печени, надпочечников
Пиноцитоз	Против градиента концентрации	Капли жидкости	С затратами энергии (активный процесс)	Поглощение капель жидкости по механизму амeбoidного фагоцитоза. Характерен для амeбoidных простейших и клеток крови — лейкоцитов, клеток печени, некоторых клеток почек

поры, образованные белками, и переносить молекулы и ионы растворенных в ней веществ.

Осмос — диффузия воды через полупроницаемую мембрану из области с меньшей концентрацией солей в область с более высокой их концентрацией. Возникающее давление на полупроницаемую мембрану называют *осмотическим*. Клетки содержат растворы солей и других веществ, что создает определенное осмотическое давление. Живые клетки способны регулировать его, изменяя концентрацию веществ. Например, амёбы имеют сократительные вакуоли для регуляции осмоса. В организме человека осмотическое давление регулируется системой органов выделения.

Облегченная диффузия — транспорт веществ в клетку через ионные каналы, образованные в мембране белками, с помощью белков-переносчиков, также находящихся в мембране. Таким образом попадают в клетку нерастворимые в жирах и не проходящие через поры вещества. Например, путем облегченной диффузии глюкоза поступает в эритроциты.

Активный транспорт — перенос веществ белками-переносчиками против градиента концентрации с затратами энергии. Например, транспорт аминокислот, глюкозы, ионов натрия, калия, кальция и др. (рис. 3.6).

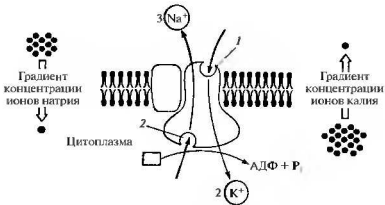


Рис. 3.6. Натрий-калиевый насос.

1 — участок связывания ионов K^+ ; 2 — участок связывания ионов Na^+

Эндоцитоз — поглощение веществ (путем окружения) выростами плазматической мембраны с образованием окруженных мембраной пузырьков (рис. 3.7, а). **Экзоцитоз** — выделение веществ из клетки (путем окружения) выростами плазматической мембраны с образо-

ванием окруженных мембраной пузырьков (рис. 3.7, б). Поглощение и выделение твердых и крупных частиц получило названия **фагоцитоз** (рис. 3.8, а) и **обратный фагоцитоз**, жидких или растворенных частиц — **пиноцитоз** (рис. 3.8, б) и **обратный пиноцитоз** соответственно.

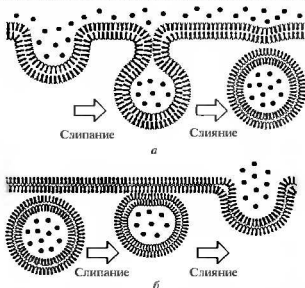


Рис. 3.7. Эндоцитоз (а) и экзоцитоз (б)

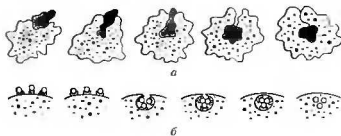


Рис. 3.8. Фагоцитоз (а) и пиноцитоз (б) у амёбы

3.3.2. Цитоплазма

Строение цитоплазмы. Цитоплазма представляет собой внутреннее содержимое клетки и состоит из основного вещества (гиалоплазмы) и находящихся в нем разнообразных внутриклеточных структур (органов и включений).

Гиалоплазма (матрикс) — водный раствор неорганических и органических веществ, способный изменять свою вязкость и находящийся в постоянном движении.

Цитоплазматические структуры клетки представлены органоидами и включениями. **Органоиды (органеллы)** — постоянные и обязательные компоненты большинства клеток, имеющие определенную структуру и выполняющие жизненно важные функции. **Включения** — непостоянные структуры цитоплазмы в виде гранул (крахмал, гликоген, белки) и капель (жиры).

Органоиды бывают мембранные (одномембранные и двумембранные) и немембранные.

Одномембранные органоиды клетки. К ним относят эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, образующие единую мембранную систему клетки.

Эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть) — система соединенных между собой полостей, трубочек и каналов, отграниченных от цитоплазмы одним слоем мембраны и разделяющих цитоплазму клеток на изолированные пространства (рис. 3.9). Это необходимо, чтобы отделить множество параллельно идущих реакций. Выделяют **шероховатый эндоплазматический ретикулум** (на его поверхности расположены рибосомы, на которых синтезируется белок) и **гладкий эндоплазматический ретикулум** (на его поверхности осуществляется синтез липидов и углеводов).

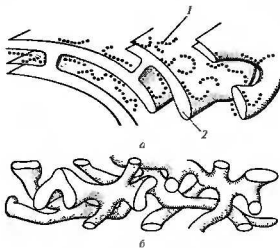


Рис. 3.9. Строение эндоплазматического ретикулума
а — шероховатого; 1 — рибосомы, 2 — каналы; б — гладкого

Аппарат Гольджи (пластинчатый комплекс) представляет собой стопку из 5—20 уплощенных дисковидных мембранных полостей и отшнуровывающихся от них микропузырьков (рис. 3.10). Его функция — трансформация, накопление, транспорт поступающих в него веществ к различным внутриклеточным структурам или за пределы клетки. Мембраны аппарата Гольджи способны образовывать лизосомы.

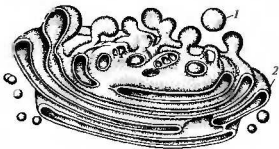


Рис. 3.10. Строение аппарата Гольджи:
1 — пузырьки, 2 — цистерны

Лизосомы — мембранные пузырьки, содержащие гидролитические ферменты (рис. 3.11). Различают первичные и вторичные лизосомы. *Первичные лизосомы* — отшнуровывающиеся от полостей аппарата Гольджи микропузырьки, окруженные одиночной мембраной и содержащие набор гидролитических ферментов. *Вторичные лизосомы* образуются после слияния первичных лизосом с субстратом, подлежащим расщеплению.

Ко вторичным лизосомам относят:

1) пищеварительные вакуоли — образуются при слиянии первичных лизосом с фагоцитарными и пиноцитарными вакуолями (пищеварительные вакуоли простейших). Их функция — переваривание веществ, поступивших в клетку при эндоцитозе;

2) остаточные тельца содержат непереваренный материал. Их функция — накопление непереваренных веществ и, обычно, выведение их наружу посредством экзоцитоза;

3) аутолизосомы — образуются при слиянии первичных лизосом с отработанными органоидами. Их функция — разрушение отработанных частей клетки или клетки целиком (аутолиз).



Рис. 3.11. Лизосома

Вакуоли — наполненные жидкостью мембранные мешки в цитоплазме клеток растений (рис. 3.12). Они образуются из мелких пузырьков, отщепляющихся от эндоплазматического ретикулума. Мембрана вакуоли называется *тоном ластом*, а содержимое полости — *клеточным соком*. В клеточном соке содержатся запасные питательные вещества, растворы пигментов, отходы жизнедеятельности, гидролитические ферменты. Вакуоли участвуют в регуляции водно-солевого обмена, создании тургорного давления, накоплении запасных веществ и выведении из обмена токсичных соединений.

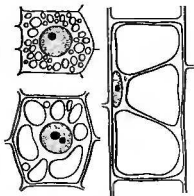


Рис. 3.12. Вакуоли в растительных клетках

Пероксисомы — мембранные пузырьки, содержащие набор ферментов (рис. 3.13). Ферменты пероксисом (каталаза и др.) нейтрализуют токсичную перекись водорода (H_2O_2), образующуюся как промежуточный продукт при биохимических реакциях, катализируя ее распад на воду и кислород. Пероксисомы также участвуют в метаболизме липидов.

Двумембранные органеллы клетки. В клетках эукариот имеются органеллы, изолированные от цитоплазмы двумя мембранами — это митохондрии и пластиды. Они имеют собственную кольцевую молекулу ДНК, рибосомы мелкого размера и способны делиться. Это послужило основой появления *симбиотической теории возникновения эукариот*. Согласно этой теории в прошлом митохондрии и пластиды являлись самостоятельными прокариотами, перешедшими позднее к эндосимбиозу с другими клеточными организмами.



Рис. 3.13.
Пероксисома

Митохондрии — двумембранные органоиды, присутствующие во всех эукариотических клетках. Могут быть палочковидной, овальной или округлой формы (рис. 3.14). Содержимое митохондрий (*матрикс*) ограничено от цитоплазмы двумя мембранами: наружной гладкой и внутренней, образующей складки (*кристы*). В митохондриях образуются молекулы АТФ. Для этого используется энергия, выделяющаяся при окислении органических соединений.

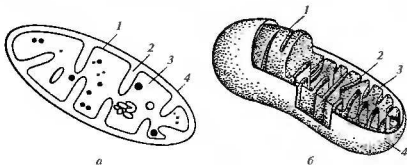


Рис. 3.14. Строение митохондрии:
а — продольный разрез; б — трехмерная схема; 1 — внутренняя мембрана, 2 — кристы; 3 — строма; 4 — наружная мембрана

Пластиды — двумембранные органеллы, характерные только для клеток фотосинтезирующих эукариотических организмов. Имеют две мембраны и гомогенное вещество внутри — *строму* (*матрикс*). В зависимости от окраски различают следующие виды пластид (рис. 3.15).

1) **хлоропласты** — зеленые пластиды, в которых протекает процесс фотосинтеза. Наружная мембрана гладкая; внутренняя — формирует систему плоских пузырьков (*тилакоидов*), которые собраны в стопки (*граны*). В мембранах тилакоидов содержатся зеленые пигменты хлорофилла, а также каротиноиды;

2) **хромопласты** — пластиды, содержащие пигменты каротиноиды, придающие им красную, желтую и оранжевую окраску. Они придают яркую окраску цветам и плодам;

3) **лейкопласты** — непигментированные, бесцветные пластиды. Содержатся в клетках подземных или неокрашенных частей растений (корней, корневищ, клубней). Способны накапливать запасные питательные вещества, в первую очередь крахмал, липиды и белки. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (например, при цветении клубней картофеля) и редко в хромопласты (например, при созрева-

нии корнеплода у моркови), а хлоропласты — в хромопласты (например, при созревании плодов).

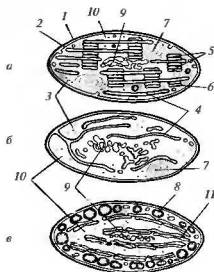


Рис. 3.15. Строение пластид:

- a* — хлоропласта; *б* — лейкопласта; *в* — хромопласта;
 1 — внешняя мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — матрикс (stroma);
 4 — тилакоиды стромы (ламеллы); 5 — грана; 6 — тилакоид грана;
 7 — крахмальное зерно; 8 — каротиноиды в каплях липидов; 9 — ДНК.
 10 — рибосомы; 11 — разрушающиеся мембранные структуры

Немембранные органоиды. К ним относят рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты, клеточный центр.

Рибосомы — мелкие органоиды, образованные двумя субъединицами: большой и малой (рис. 3.16). Они состоят из белков и рРНК. Малая субъединица содержит одну молекулу рРНК и белки, большая — три молекулы рРНК и белки. Рибосомы могут либо свободно находиться в цитоплазме, либо прикрепляться к эндоплазматическому ретикулуму. На рибосомах происходит синтез белка. Белки, синтезируемые на рибосомах на поверхности эндоплазматического ретикулума, обычно поступают в его цистерны, а образовавшиеся на свободных рибосомах остаются в гиалоплазме.

Микротрубочки и микрофиламенты — нитевидные структуры, состоящие из сократительных белков и обуславливающие двигательные функции клетки (рис. 3.17). Микротрубочки имеют вид длинных полых цилиндров, стенки которых состоят из белков —

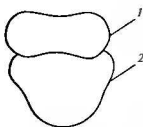


Рис. 3.16. Строение рибосомы

1 — малая субъединица,
2 — большая субъединица

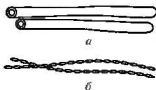


Рис. 3.17. Микротрубочки (а) и микрофиламенты (б)

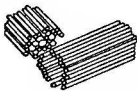


Рис. 3.18. Строение клеточного центра

тубулинов. Микрофиламенты еще более тонкие, длинные, нитевидные структуры, состоящие из белков актина и миозина. Микротрубочки и микрофиламенты пронизывают всю цитоплазму клетки, формируя ее **цитоскелет**, обуславливают **циклоз** (ток цитоплазмы), внутриклеточные перемещения органоидов, образуют веретено деления и т.д. Определенным образом организованные микротрубочки формируют центриоли клеточного центра, базальные тельца, реснички, жгутики.

Клеточный центр (центросома)

обычно находится вблизи ядра, состоит из двух центриолей, располагающихся перпендикулярно друг к другу (рис. 3.18). Каждая центриоль имеет вид полого цилиндра, стенка которого образована девятью триплетами микротрубочек ($9 + 0$). Центриоли играют важную роль в делении клетки, образуя веретено деления.

Реснички, жгутики — органоиды движения, представляющие собой своеобразные выросты цитоплазмы клетки, покрытые плазматической мембраной (рис. 3.19). В основании ресничек и жгутиков лежат базальные тельца, служащие им опорой. **Базальное тельце** представляет собой цилиндр, образованный девятью триплетами микротрубочек ($9 + 0$).

Базальные тельца способны восстанавливать реснички и жгутики после их потери. Остов реснички и жгутика также представляет собой цилиндр, по периметру которого располагаются девять парных микротрубочек, а в центре — две одиночные ($9 + 2$).

3.3.3. Ядро

Большинство клеток имеют одно ядро, но встречаются и многоядерные клетки (у ряда простейших, в скелетных мышцах позвоночных). Некоторые высокоспециализированные клетки утрачивают ядра (эри-

троциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок у покрытосеменных растений).

Строение ядра. Ядро, как правило, имеет шаровидную или овальную форму. В состав ядра входят: ядерная оболочка, кариоплазма, ядрышки и хроматин (хромосомы) (рис. 3.20).

Ядерная оболочка образована двумя мембранами (наружной и внутренней). Отверстия в ядерной оболочке называют *порами*. Через них осуществляется обмен веществом между ядром и цитоплазмой.

Кариоплазма (нуклеоплазма, ядерный сок) — желеобразное внутреннее содержимое ядра.

Ядрышко — сферическая структура, функция которой — синтез рРНК.

Хроматин — неспирализованная молекула ДНК, связанная с белками. В таком виде ДНК присутствует в неделящихся клетках.

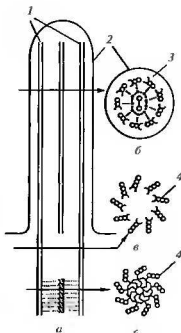


Рис. 3.19. Строение реснички.

a — продольный срез, *б* — поперечный срез тела реснички; *в, г* — срезы базального тела; *1* — микротрубочки; *2* — плазматическая мембрана; *3* — дубликаты микротрубочек; *4* — триплеты микротрубочек

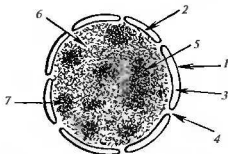


Рис. 3.20. Строение интерфазного ядра.

1 — наружная мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — перинуклеарное пространство; *4* — пора; *5* — ядрышко; *6* — кариоплазма; *7* — хроматин

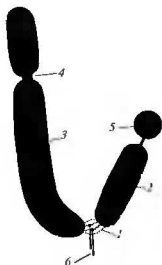


Рис. 3.21. Строение хромосомы: 1 — центромера (первичная перетяжка), 2 — короткое плечо, 3 — длинное плечо; 4 — вторичная перетяжка, 5 — спутник, 6 — нить веретена

При этом возможно удвоение ДНК (репликация) и реализация заключенной в ДНК информации.

Хромосома — спирализованная молекула ДНК, связанная с белками (рис. 3.21). ДНК спирализуется перед делением клетки для более точного распределения генетического материала. На стадии метафазы каждая хромосома состоит из двух *хроматид*, образующихся в результате удвоения ДНК. Хроматиды соединены между собой в области первичной перетяжки, или *центромеры*. Центромера делит хромосому на два плеча.

В зависимости от места расположения центромеры различают следующие типы хромосом (рис. 3.22): *телоцентрические* — центромера отсутствует либо расположена на конце хромосомы); *акроцентрические* (палочковидные) — центромера смещена к концу плеча хромосомы; *субметацентрические* (неравноплечие) — центромера делит хромосому на два неравных плеча; *метацентрические* (равноплечие) — центромера делит хромосому на два равных плеча. Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки.

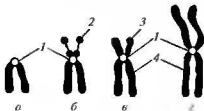


Рис. 3.22. Типы хромосом.

а — телоцентрическая; б — акроцентрическая (палочковидная); в — субметацентрическая (неравноплечая); г — метацентрическая (равноплечая), 1 — центромера; 2 — спутник; 3 — короткое плечо; 4 — длинное плечо

Совокупность хромосом, содержащихся в ядре, называется **хромосомным набором**. Число хромосом в клетке и их форма постоянны для каждого вида живых организмов (табл. 3.2, рис. 3.23).

Таблица 3.2

Число (диплоидный набор) хромосом у некоторых видов растений и животных

Виды животных и растений	Число хромосом	Виды животных и растений	Число хромосом
Пшеница твердая	28	Дождевой червь	36
Пшеница мягкая	42	Таракан	48
Рожь	14	Пчела	16
Кукуруза	20	Дрозофила	8
Подсолнечник	34	Кролик	44
Огурец	14	Шимпанзе	48
Яблоня	34	Человек	46

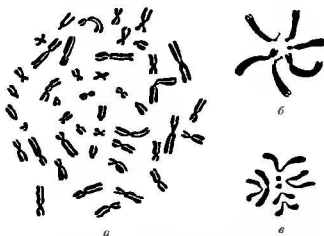


Рис. 3.23. Хромосомный набор разных организмов:
а — человека; б — комара; в — растения скерды

Соматические клетки обычно содержат *диплоидный (двойной) набор* хромосом ($2n$). В этих клетках хромосомы представлены парами. Диплоидный набор хромосом клеток конкретного вида живых организмов, характеризующийся числом, размером и формой хромосом, называют *кариотипом*. Хромосомы, принадлежащие одной паре, называют *гомологичными*. Одна из них унаследована от отцовского организма, другая — от материнского. Хромосомы разных пар называют *негомологичными*. Они отличаются друг от друга размерами, формой, местом расположения первичных и вторичных перетяжек. Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют *аутосомами*. Хромосо-

мы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называют *половыми*, или *гетерохромосомами*. В клетке человека содержится 46 хромосом, или 23 пары: 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом (рис. 3.24). Половые хромосомы обозначают как X- и Y-хромосомы. Женщины имеют две X-хромосомы, а мужчины одну X- и одну Y-хромосому.

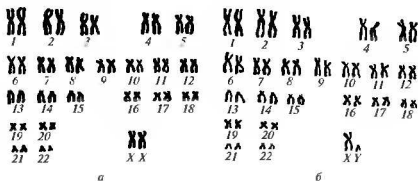


Рис. 3.24. Кариотип человека
а — женщины; б — мужчины

Половые клетки содержат *гаплоидный (одинарный) набор* хромосом (n). В этих клетках хромосомы представлены в единственном числе и не имеют пары в виде гомологичной хромосомы.

Функция ядра: хранение генетической информации, передача ее дочерним клеткам в процессе деления; контроль жизнедеятельности клетки.

В качестве обобщения приведены: характеристика структур эукариотической клетки (табл. 3.3); различия в строении клеток прокариот и эукариот (табл. 3.4); различия животной и растительной клеток (табл. 3.5).

Таблица 3.3

Характеристика структур эукариотической клетки

Структура	Строение	Функции
Поверхностный аппарат клетки	Плазматическая мембрана, надмембранный комплекс, субмембранный комплекс	Взаимодействие с внешней средой, обеспечение клеточных контактов; транспорт: а) пассивный (диффузия, осмос, облегченная диффузия через поры); б) активный; в) экзо-, эндоцитоз (фагоцитоз, пиноцитоз)

Продолжение

Структура	Строение	Функции
<i>Плазматическая мембрана</i>	Два слоя липидных молекул, в которые встроены молекулы белка (интегральные, полуинтегральные и периферические)	Структурная
<i>Надмембранный комплекс:</i> гликокаликс	Гликолипиды и гликопротеины	Рецепторная
клеточная стенка у растений и грибов	Целлюлоза у растений, хитин у грибов	Структурная; защитная: обеспечение тургора клетки
<i>Субмембранный комплекс</i>	Микротрубочки, микрофиламенты	Обеспечение механической устойчивости плазматической мембраны
Цитоплазма		
<i>Гиазоплазма</i>	Коллоидный раствор неорганических и органических веществ	Протекание ферментативных реакций; синтез аминокислот, жирных кислот; формирование цитоскелета; обеспечение движения цитоплазмы (циклоза)
<i>Одномембранные органоиды:</i> эндоплазматический ретикулум	Система мембран, образующих цистерны, каналы	Транспорт веществ внутри и вне клетки; разграничение ферментных систем; место образования одномембранных органоидов: аппарата Гольджи, лизосом, вакуолей
гладкий	Рибосом нет	Синтез липидов и углеводов
шероховатый	Рибосомы есть	Синтез белков
аппарат Гольджи	Плоские цистерны, крупные цистерны, микровакуоли	Образование лизосом; секреторная; накопительная, укрупнение белковых молекул; синтез сложных углеводов
первичные лизосомы	Пузырьки, ограниченные мембраной, содержащие ферменты	Участие во внутриклеточном пищеварении; защитная

Продолжение

Структура	Строение	Функции
вторичные лизосомы:		
пищеварительные вакуоли	Первичная лизосома + фагосома	Эндогенное питание
остаточные тельца	Вторичная лизосома, содержащая непереваренный материал	Накопление нерасщепленных веществ
аутолизосомы	Первичная лизосома + разрушенные органеллы клеток	Аутолиз органоидов
вакуоли	В клетках растений мелкие пузырьки, отделенные от цитоплазмы мембраной; полость заполнена клеточным соком	Поддержание тургора клетки; запасующая
пероксисомы	Мелкие пузырьки, содержащие ферменты, нейтрализующие перекись водорода	Участие в реакциях обмена; защитная
<i>Двумембранные органоиды:</i> митохондрии	Внешняя мембрана, внутренняя мембрана с кристами, матрикс, содержащий ДНК, РНК, ферменты, рибосомы	Клеточное дыхание; синтез АТФ; синтез белков митохондрий
пластиды:	Внешняя и внутренняя мембраны, строма	
хлоропласты	В строме мембранные структуры — ламеллы, образующие диски — тилакоиды, собранные в стопки — граны,	Фотосинтез; определение окраски листьев, плодов

Продолжение

Структура	Строение	Функции
	содержащие пигмент хлорофилл. В строении — ДНК, РНК, рибосомы, ферменты	
хромопласты	Содержат желтые, красные, оранжевые пигменты	Определение окраски листьев, плодов, цветов
лейкопласты	Не содержат пигментов	Накопление запасных питательных веществ
<i>Немембранные органоиды:</i> рибосомы	Имеют большую и малую субъединицы	Синтез белка
микротрубочки	Трубочки диаметром 24 нм, стенки образованы тубулином	Участие в образовании цитоскелета, делении ядра
микрофиламенты	Нити диаметром 6 нм из актина и миозина	Участие в образовании цитоскелета, образование кортикального слоя под плазматической мембраной
клеточный центр	Участок цитоплазмы и две центрионы, перпендикулярные друг другу, каждая образована девятью триплетами микротрубочек	Участие в делении клетки
реснички и жгутики	Выросты цитоплазмы, в основании находятся базальные тельца. На поперечном срезе ресничек и жгутиков по периметру расположено девять пар микротрубочек и одна пара в центре	Участие в передвижении

Окончание

Структура	Строение	Функции
<i>Включения</i>	Капли жира, гранулы гликогена, гемоглобин эритроцитов	Запасающая; секреторная; специфическая
Ядро	Имеет двумембранную оболочку, кариоплазму, ядрышко, хроматин	Регуляция активности клетки; хранение наследственной информации; передача наследственной информации
<i>Ядерная оболочка</i>	Состоит из двух мембран. Имеет поры. Связана с эндоплазматическим ретикулулом	Отделяет ядро от цитоплазмы; регулирует транспорт веществ в цитоплазму
<i>Кариоплазма</i>	Раствор белков, нуклеотидов и других веществ	Обеспечение нормального функционирования генетического материала
<i>Ядрышки</i>	Мелкие тельца округлой формы, содержат рРНК	Синтез рРНК
<i>Хроматин (хромосомы)</i>	Мелкозернистые гранулы, состоящие из ДНК и белка. (Плечи хромосомы соединены центромерой, может быть вторичная перетяжка, отделяющая спутник, плечи оканчиваются теломерами)	Образуют хромосомы при делении клетки. (Деление клетки)

Таблица 3.4

Основные различия клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Организмы	Бактерии и цианобактерии (сине-зеленые водоросли)	Грибы, растения, животные
Ядро	Имеется нуклеоид — часть цитоплазмы, где содержится ДНК, не окруженная мембраной	Ядро имеет оболочку из двух мембран, содержит одно или несколько ядрышек

Окончание

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Генетический материал	Кольцевая молекула ДНК, не связанная с белками	Линейные молекулы ДНК, связанные с белками, организованы в хромосомы
Ядрышко (и)	Нет	Есть
Плазмиды (не-хромосомные кольцевые молекулы ДНК)	Есть	В составе митохондрий и пластид
Организация генома	До 1,5 тыс. генов. Большинство представлены в единственной копии	От 5 до 200 тыс. генов. До 45% генов представлены несколькими копиями
Клеточная стенка	Есть (у бактерий прочность придает муреин, у цианобактерий — целлюлоза, пектиновые вещества, муреин)	Есть у растений (целлюлоза) и грибов (хитин), у животных нет
Мембранные органоиды: эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, митохондрии и др.	Нет	Есть
Мезосома (впячивание плазматической мембраны в цитоплазму)	Есть	Нет
Рибосомы	Мельче, чем у эукариот	Крупнее, чем у прокариот
Жгутики	Если есть, то не имеют микротрубочек и не окружены плазматической мембраной	Если есть, то имеют микротрубочки, окружены плазматической мембраной
Размеры	Диаметр в среднем 0,5—5 мкм	Диаметр обычно до 40 мкм

Таблица 3.5

Основные различия животной и растительной клеток

Признак	Растительная клетка	Животная клетка
Клеточная стенка	Есть	Нет
Пластиды	Есть	Нет

Окончание

Признак	Растительная клетка	Животная клетка
Вакуоли	Есть крупные, занимают до 70–95% объема клетки, оттесняя остальные органоиды к периферии клетки, поддерживают тургорное давление	Есть небольшие пищеварительные и сократительные вакуоли, не аналогичные вакуолям растительных клеток
Пикокаликс	Нет	Есть
Микроворсинки	Нет	Есть
Клеточный центр	Есть только у низших растений	Есть
Гранулы гликогена	Нет	Есть
Гранулы крахмала	Есть	Нет

3.4. Неклеточные формы жизни — вирусы

Вирусы были открыты в 1892 г. русским биологом Д.И. Ивановским, ставшим основоположником вирусологии. Они являются неклеточной формой жизни и занимают пограничное положение между неживой и живой материей. Вирусы — внутриклеточные паразиты и могут проявлять свойства живых организмов только попав внутрь клетки.

Отличия вирусов от неживой природы:

- 1) способность к размножению;
- 2) наследственность и изменчивость.

Отличия вирусов от клеточных организмов:

- 1) не имеют клеточного строения;
- 2) не происходит обмен веществ и энергии (метаболизм);
- 3) могут существовать только как внутриклеточные паразиты;
- 4) не увеличиваются в размерах (не растут);
- 5) размножаются особым способом;
- 6) имеют только одну нуклеиновую кислоту либо ДНК, либо РНК.

Размеры вирусов от 20 до 300 нм. Простые вирусы (например, вирус табачной мозаики) состоят из молекулы нуклеиновой кислоты и белковой оболочки — *капсида* (рис. 3.25). Более сложные вирусы (гриппа, герпеса и др.) помимо белков капсида и нуклеиновой кислоты могут содержать липопротеиновую мембрану, углеводы и ряд ферментов. Белки защищают нуклеиновую кислоту и обуславливают ферментативные и антигенные свойства вирусов. Форма капсида может быть палочковидной, нитевидной, сферической и др.

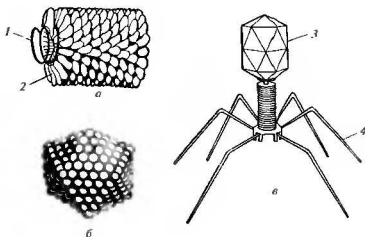


Рис. 3.25. Строение вирусов.

a — вирус табачной мозаики; *б* — аденовирус (вызывает респираторные заболевания человека); *в* — бактериофаг; 1 — молекула РНК; 2 — молекулы белка; 3 — головка с ДНК; 4 — хвостовые нити

В зависимости от присутствующей в вирусе нуклеиновой кислоты различают *РНК-содержащие* и *ДНК-содержащие* вирусы. Нуклеиновая кислота содержит генетическую информацию, обычно о строении белков капсида. Она может быть линейная или кольцевидная, в виде одно- или двуцепочечной ДНК, одно- или двуцепочечной РНК.

Вирусы существуют в двух формах: *внеклеточной (постоящей)*, когда их свойства как живых систем не проявляются, и *внутриклеточной (репродуцирующей)*, когда осуществляется размножение вирусов. Вне клеток вирусные частицы — *вирионы* — устойчивы к высушиванию, высоким дозам радиации, низким температурам. Они погибают при воздействии дезинфицирующих средств, облучении ультрафиолетом.

При проникновении вируса внутрь клетки специальные белки вирусной частицы связываются с белками-рецепторами клеточной оболочки. В животную клетку вирус может проникать при процессах пино- и фагоцитоза, в растительную клетку — при различных повреждениях клеточной стенки. Вирусы, паразитирующие на бактериях — *бактериофаги* — как правило, не попадают внутрь клетки полностью, так как этому препятствуют толстые клеточные стенки бактерий. Внутри клетки проникает только нуклеиновая кислота вируса.

Вирус подавляет существующие в клетке процессы транскрипции и трансляции. Он использует их для синтеза собственных нуклеино-

вой кислоты и белка, из которых формируются новые вирусы. После этого клеточные оболочки разрушаются, и новообразованные вирусы покидают клетку, которая при этом погибает (рис. 3.26). Так, у вируса гриппа за 30 ч проходит пять-шесть циклов с продуцированием более 100 вирусных частиц в каждом. При заражении некоторыми вирусами клетки не разрушаются, а начинают усиленно делиться, часто образуя злокачественные опухоли.

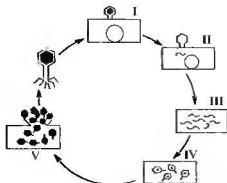


Рис. 3.26. Размножение вирусов:

I — стадия адсорбции (прикрепления) вируса к поверхности клетки, II — стадия инъекции (введения) нуклеиновой кислоты вируса или всей вирусной частицы в клетку, III — стадия синтеза копий вирусной нуклеиновой кислоты, IV — стадия синтеза белковых вирусных оболочек и сборки вирусных частиц, V — стадия лизиса (разрушения) клетки и выхода вирусных частиц в окружающую среду

Полагают, что происхождение вирусов связано с эволюцией каких-то клеточных форм, которые в ходе приспособления к паразитическому образу жизни вторично утратили клеточное строение.

Первым был открыт вирус табачной мозаики, поражающий растения. Вирусную природу имеют такие заболевания животных и человека, как натуральная оспа, бешенство, энцефалиты, лихорадки, инфекционные гепатиты, грипп, корь, бородавки, многие злокачественные опухоли, СПИД и др. Кроме того, вирусы способны вызывать генные мутации.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы основные этапы становления клеточной теории?
2. Сформулируйте основные положения клеточной теории.

3. Дайте характеристику клеточной оболочке.
4. Дайте характеристику цитоплазме и содержащимся в ней органоидам.
5. Дайте характеристику клеточному ядру.
6. Как устроена хромосома?
7. В чем особенности строения клеток растений, животных и грибов?
8. Охарактеризуйте сходства и отличия прокариотической и эукариотической клеток.
9. Что представляют собой вирусы? В чем их отличие от неживой природы и от клеточных организмов?
10. Как вирусы размножаются?

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ

4.1. Типы питания живых организмов

Все живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой открытые системы, зависящие от поступления веществ и энергии извне. Процесс потребления веществ и энергии называют *питанием*. Химические вещества необходимы для построения тела, энергия — для осуществления процессов жизнедеятельности.

Существует два типа питания живых организмов: автотрофное и гетеротрофное (табл. 4.1).

Живые организмы в зависимости от типа питания делят на автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы (автотрофные организмы). Это организмы, использующие в качестве источника углерода углекислый газ (растения, некоторые бактерии). Другими словами, это организмы, способные создавать органические вещества из неорганических — углекислого газа, воды, минеральных солей.

В зависимости от источника энергии автотрофы делят на фотоавтотрофов и хемоавтотрофов. **Фототрофы** — организмы, использующие для биосинтеза световую энергию (растения, цианобактерии). **Хемотрофы** — организмы, использующие для биосинтеза энергию химических реакций окисления неорганических соединений (хемотрофные бактерии: водородные, нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии и др.).

Гетеротрофы (гетеротрофные организмы). Это организмы, использующие в качестве источника углерода органические соединения (животные, грибы, большинство бактерий).

По способу получения пищи гетеротрофы делят на фаготрофов и осмотрофов. **Фаготрофы** (*голозои*) заглатывают твердые куски пищи (животные). **Осмотрофы** поглощают органические вещества из растворов непосредственно через клеточные стенки (грибы, большинство бактерий).

По состоянию источника пищи гетеротрофы подразделяют на биотрофов и сапротрофов. **Биотрофы** питаются живыми организмами. К ним относятся *зоофаги* (питаются животными) и *фитофаги* (пита-

ются растениями), в том числе *паразиты*. **Сапротрофы** используют в качестве пищи органические вещества мертвых тел или выделения (экскременты) животных. К ним принадлежат сапротрофные бактерии, сапротрофные грибы, сапротрофные растения (*сапрофиты*), сапротрофные животные (*сапрофаги*). Среди них встречаются *детритофаги* (питаются детритом), *некрофаги* (питаются трупами животных), *копрофаги* (питаются экскрементами) и др.

Миксотрофы. Некоторые живые существа в зависимости от условий обитания способны и к автотрофному, и к гетеротрофному (смешанному типу) питания. Организмы со смешанным типом питания называют **миксотрофами**. Они могут синтезировать органические вещества из неорганических соединений и питаться готовыми органическими соединениями (насекомоядные растения, представители отдела эвгленовых водорослей и др.).

Таблица 4.1

Типы питания живых организмов крупных систематических групп

Надцарства	Царства	Подцарства	Автотрофы		Гетеротрофы	
			Фототрофы	Хемотрофы	Биотрофы	Сапротрофы
Прокариоты	Дробянки	Бактерии	+	+	+	+
		Архебактерии	+	+	+	+
		Цианобактерии	+	+	—	—
Эукариоты	Растения	Багрянки	+	—	—	—
		Настоящие водоросли	+	—	—	—
		Высшие растения	+	—	Очень редко	?
	Грибы	Низшие	—	—	Редко	+
		Высшие	—	—	Редко	+
	Животные	Простейшие	—	—	+	Очень редко
		Многоклеточные	—	—	+	+

4.2. Понятие о метаболизме

Метаболизм — совокупность всех химических реакций, протекающих в живом организме. Значение метаболизма состоит в создании необходимых организму веществ и обеспечении его энергией.

Выделяют две составные части метаболизма — катаболизм и анаболизм.

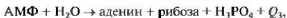
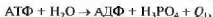
Катаболизм (или *энергетический обмен*, или *диссимиляция*) — совокупность химических реакций, приводящих к образованию простых веществ из более сложных (гидролиз полимеров до мономеров и расщепление последних до низкомолекулярных соединений углекислого газа, воды, аммиака и других веществ). Катаболические реакции идут обычно с выделением энергии.

Анаболизм (или *пластический обмен*, или *ассимиляция*) — понятие, противоположное катаболизму — совокупность химических реакций синтеза сложных веществ из более простых (образование углеводов из углекислого газа и воды в процессе фотосинтеза, реакции матричного синтеза). Для протекания анаболических реакций требуются затраты энергии.

Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические) процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакций диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

4.3. АТФ и ее роль в метаболизме

Энергия, высвобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме высокоэнергетических соединений, как правило, в форме **аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ)**. АТФ относят к мононуклеотидам. Она состоит из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты, соединяющихся между собой макроэнергетическими связями (рис. 4.1). В этих связях запасена энергия, которая высвобождается при их разрыве:



где АТФ — аденозинтрифосфорная кислота; АДФ — аденозиндифосфорная кислота; АМФ — аденозинмонофосфорная кислота, $Q_1 = Q_2 = 30,6$ кДж; $Q_3 = 13,8$ кДж.

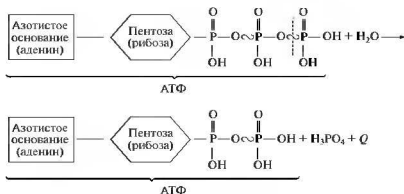


Рис. 4.1. Строение АТФ и превращение ее в АДФ с выделением энергии, накопленной в макроэргической связи

Запас АТФ в клетке ограничен и пополняется благодаря процессу *фосфорилирования* — присоединения остатка фосфорной кислоты к АДФ ($\text{АДФ} + \text{P} \rightarrow \text{АТФ}$). Он происходит с разной интенсивностью при дыхании, брожении и фотосинтезе. АТФ обновляется чрезвычайно быстро (у человека продолжительность жизни одной молекулы АТФ менее 1 мин).

Энергия, накопленная в молекулах АТФ, используется организмом в анаболических реакциях (реакциях биосинтеза). Молекула АТФ служит универсальным хранителем и переносчиком энергии для всех живых существ.

4.4. Энергетический обмен

Энергию, необходимую для жизнедеятельности, большинство организмов получает в результате процессов окисления органических веществ, т.е. в результате катаболических реакций. Важнейшим соединением, выступающим в роли «топлива», является глюкоза.

Группы организмов по отношению к свободному кислороду. Организмы делятся на три группы:

1) *аэробы (облигатные аэробы)* — организмы, способные жить только в кислородной среде (животные, растения, некоторые бактерии и грибы);

2) *анаэробы (облигатные анаэробы)* — организмы, неспособные жить в кислородной среде (некоторые бактерии);

3) *факультативные формы (факультативные анаэробы)* — организмы, способные жить как в присутствии кислорода, так и без него (некоторые бактерии и грибы).

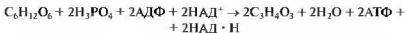
У облигатных аэробов и факультативных анаэробов в присутствии кислорода катаболизм протекает в три этапа: подготовительный; бескислородный; кислородный. В результате органические вещества распадаются до неорганических соединений. У облигатных и факультативных анаэробов при недостатке кислорода катаболизм протекает в два первых этапа: подготовительный и бескислородный. В результате образуются промежуточные органические соединения, еще богатые энергией.

Этапы катаболизма. Первый этап — подготовительный — заключается в ферментативном расщеплении сложных органических соединений на более простые: белки расщепляются до аминокислот; жиры — до глицерина и жирных кислот; полисахариды — до моносахаридов; нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. У многоклеточных организмов это происходит в желудочно-кишечном тракте, у одноклеточных — в лизосомах под действием гидролитических ферментов. Высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде теплоты. Образовавшиеся органические соединения либо подвергаются дальнейшему окислению, либо используются клеткой для синтеза собственных органических соединений.

Второй этап — неполное окисление (бескислородный) — заключается в дальнейшем расщеплении органических веществ, осуществляется в цитоплазме клетки без участия кислорода.

Главный источник энергии в клетке — глюкоза. Бескислородное, неполное окисление глюкозы называют *гликолизом*. В результате гликолиза одной молекулы глюкозы образуется по две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК, пируват) CH_3COCOON , АТФ и воды, а также атомы водорода, которые связываются молекулой-переносчиком НАД^+ и запасаются в виде $\text{НАД} \cdot \text{H}$.

Суммарная формула гликолиза имеет следующий вид:



Далее *при отсутствии в среде кислорода* продукты гликолиза (ПВК и $\text{НАД} \cdot \text{H}$) перерабатываются либо в этиловый спирт (*спиртовое брожение* наблюдается в клетках дрожжей и растений при недостатке кислорода)



либо в молочную кислоту (*молочнокислое брожение* наблюдается в клетках животных при недостатке кислорода)

На первой стадии ПВК переносится из цитоплазмы в митохондрии, где взаимодействует с ферментами матрикса и образует: диоксид углерода, который выводится из клетки; атомы водорода, которые молекулами-переносчиками доставляются к внутренней мембране митохондрии; ацетилкофермент А (ацетил-КоА).

На второй стадии происходит окисление ацетилкоэнзима А в цикле Кребса. Цикл Кребса (цикл трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты) — это цепь последовательных реакций, в ходе которых из одной молекулы ацетил-КоА образуются: две молекулы диоксид углерода; молекула АТФ; четыре пары атомов водорода, передаваемые на молекулы-переносчики — НАД и ФАД.

Таким образом, в результате гликолиза и цикла Кребса молекула глюкозы расщепляется до CO_2 , а высвободившаяся при этом энергия расходуется на синтез четырех АТФ и накапливается в десяти $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и четырех $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$.

На третьей стадии атомы водорода с $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$ окисляются молекулярным кислородом O_2 с образованием воды. Один $\text{НАД} \cdot \text{H}$ способен образовывать три АТФ, а один $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$ — две АТФ. Таким образом, выделяющаяся при этом энергия запасается в виде еще 34 АТФ.

Этот процесс протекает следующим образом. Атомы водорода концентрируются около наружной стороны внутренней мембраны митохондрии. Они теряют электроны, которые по цепи молекул-переносчиков (цитохромов) *электронотранспортной цепи* (ЭТЦ) переносятся на внутреннюю сторону внутренней мембраны, где соединяются с молекулами кислорода:



В результате деятельности ферментов цепи переноса электронов внутренняя мембрана митохондрий изнутри заряжается отрицательно (за счет O_2^-), а снаружи — положительно (за счет H^+). Таким образом между ее поверхностями создается разность потенциалов. Во внутреннюю мембрану митохондрий встроены молекулы фермента АТФ-синтетазы, обладающие ионным каналом. Когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня, положительно заряженные частицы H^+ силой электрического поля начинают проталкиваться через канал АТФазы и, оказавшись на внутренней поверхности мембраны, взаимодействуют с кислородом, образуя воду:



Энергия ионов водорода H^+ , транспортирующихся через ионный канал внутренней мембраны митохондрии, используется для фосфорилирования АДФ в АТФ:



Такое образование АТФ в митохондриях при участии кислорода называют *окислительным фосфорилированием*.

Суммарное уравнение расщепления глюкозы в процессе клеточного дыхания:



Таким образом, в ходе гликолиза образуются две молекулы АТФ, в ходе клеточного дыхания — еще 36 АТФ, в целом при полном окислении глюкозы — 38 АТФ.

4.5. Пластический обмен

Пластический обмен (или *ассимиляция*) представляет собой совокупность реакций, обеспечивающих синтез сложных органических соединений из более простых (фотосинтез, хемосинтез, биосинтез белка и др.).

Гетеротрофные организмы строят собственные органические вещества из органических компонентов пищи. Гетеротрофная ассимиляция сводится, по существу, к перестройке молекул:

Органические вещества пищи (белки, жиры, углеводы) →

→ Простые органические молекулы (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды) →

→ Макромолекулы тела (белки, жиры, углеводы).

Автотрофные организмы способны полностью самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических молекул, потребляемых из внешней среды. В процессе фотго- и хемосинтеза образуются простые органические соединения, из которых в дальнейшем синтезируются макромолекулы:

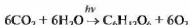
Неорганические вещества (CO_2 , H_2O) →

→ Простые органические молекулы (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды) →

→ Макромолекулы тела (белки, жиры, углеводы).

4.5.1. Фотосинтез

Фотосинтез — синтез органических соединений из неорганических за счет энергии света ($h\nu$). Суммарное уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез протекает при участии *фотосинтезирующих пигментов*, обладающих уникальным свойством преобразования энергии солнечного света в энергию химической связи в виде АТФ. Фотосинтезирующие пигменты представляют собой белковоподобные вещества. Наиболее важный из них — пигмент хлорофилл. У эукариот фотосинтезирующие пигменты встроены во внутреннюю мембрану пластид, у прокариот — во впячивания цитоплазматической мембраны.

Строение хлоропласта очень похоже на строение митохондрии. Во внутренней мембране тилакоидов граны содержатся фотосинтетические пигменты, а также белки цепи переноса электронов и молекулы фермента АТФ-синтетазы.

Процесс фотосинтеза состоит из двух фаз: световой и темновой.

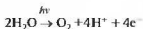
Световая фаза фотосинтеза протекает только на свету в мембране тилакоидов граны (рис. 4.3). В этой фазе происходит поглощение хлорофиллом квантов света, образование молекулы АТФ и фотоллиз воды.

Под действием кванта света ($h\nu$) хлорофилл теряет электроны, переходя в возбужденное состояние:



Эти электроны передаются переносчиками на наружную, т.е. обращенную к матриксу поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются.

Одновременно внутри тилакоидов происходит фотоллиз воды, т.е. ее разложение под действием света



Образующиеся электроны передаются переносчиками к молекулам хлорофилла и восстанавливают их: молекулы хлорофилла возвращаются в стабильное состояние.

Протоны водорода, образовавшиеся при фотоллизе воды, накапливаются внутри тилакоида, создавая H^+ -резервуар. В результа-

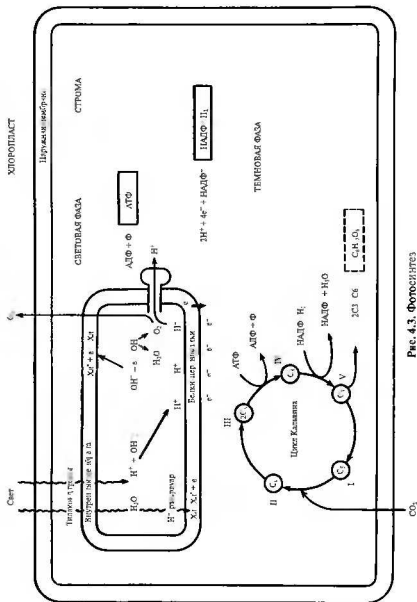


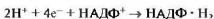
Рис. 4.3. Фотосинтез

те внутренняя поверхность мембраны тилакоида заряжается положительно (за счет H^+), а наружная — отрицательно (за счет e^-). По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц нарастает разность потенциалов. При достижении критической величины разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. Выделяющаяся при этом энергия используется для фосфорилирования молекул АДФ:



Образование АТФ в процессе фотосинтеза под действием энергии света называются *фотофосфорилированием*.

Ионы водорода, оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами и образуют атомарный водород, который связывается с молекулой-переносчиком водорода НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат):



Таким образом, во время световой фазы фотосинтеза происходят три процесса: образование кислорода вследствие разложения воды, синтез АТФ, образование атомов водорода в форме $НАДФ \cdot H_2$. Кислород диффундирует в атмосферу, АТФ и $НАДФ \cdot H_2$ участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза фотосинтеза протекает в матриксе хлоропласта как на свету, так и в темноте и представляет собой ряд последовательных преобразований CO_2 , поступающего из воздуха, в цикле Кальвина. Осуществляются реакции темновой фазы за счет энергии АТФ. В цикле Кальвина CO_2 связывается с водородом из $НАДФ \cdot H_2$ с образованием глюкозы.

В процессе фотосинтеза кроме моносахаридов (глюкоза и др.) синтезируются мономеры других органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты. Таким образом, благодаря фотосинтезу растения обеспечивают себя и все живое на Земле необходимыми органическими веществами и кислородом.

Сравнительная характеристика фотосинтеза и дыхания эукариот приведена в табл. 4.2.

Таблица 4.2

Сравнительная характеристика фотосинтеза и дыхания эукариот

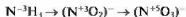
Признак	Фотосинтез	Дыхание
Уравнение реакции	$6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{Энергия света} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{Энергия (АТФ)}$
Исходные вещества	Углекислый газ, вода	Органические вещества, кислород
Продукты реакции	Органические вещества, кислород	Углекислый газ, вода
Значение в круговороте веществ	Синтез органических веществ из неорганических	Разложение органических веществ до неорганических
Превращение энергии	Превращение энергии света в энергию химических связей органических веществ	Превращение энергии химических связей органических веществ в энергию макроэргических связей АТФ
Важнейшие этапы	Световая и темновая фаза (включая цикл Кальвина)	Неполное окисление (гликолиз) и полное окисление (включая цикл Кребса)
Место протекания процесса	Хлоропласты	Гиалоплазма (неполное окисление) и митохондрии (полное окисление)

4.5.2. Хемосинтез

Хемосинтез (хемоавтотрофия) — процесс синтеза органических соединений из неорганических (CO_2 и др.) за счет химической энергии окисления неорганических веществ (соединения серы, водорода, железа, азота и др.).

К хемосинтезу способны только хемосинтезирующие бактерии: нитрифицирующие, водородные, железобактерии, серобактерии и др. Они окисляют соединения азота, железа, серы и других элементов. Все хемосинтетики — облигатные аэробы, так как используют кислород воздуха.

Нитрифицирующие бактерии окисляют соединения азота:



Железобактерии превращают закисное железо в окисное:



Серобактерии окисляют соединения серы:



Водородные бактерии окисляют свободный водород до воды:



Высвобождающаяся в ходе реакций окисления энергия запасается бактериями в виде молекул АТФ и используется для синтеза органических соединений, который протекает сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза.

Хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в биосфере, участвуя в круговороте веществ. Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак, образующийся при гниении органических веществ, до нитратов и нитритов, которые доступны для растений. Серобактерии образуют серные месторождения, участвуют в разрушении горных пород, очистке сточных вод. Железобактерии образуют болотную железную руду $\text{Fe}(\text{OH})_3$.

4.5.3. Биосинтез белка

Генетическая информация у всех организмов хранится в виде определенной последовательности нуклеотидов ДНК (или РНК у РНК-содержащих вирусов). Прокариоты содержат генетическую информацию в виде одной молекулы ДНК. В эукариотических клетках генетический материал распределен в нескольких молекулах ДНК, организованных в хромосомы.

ДНК состоит из кодирующих и некодирующих участков. Кодирующие участки кодируют РНК. Некодирующие области ДНК выполняют *структурную* функцию, позволяя участкам генетического материала упаковываться определенным образом, или *регуляторную* функцию, участвуя во включении генов, направляющих синтез белка.

Кодирующими участками ДНК являются гены. **Ген** — участок молекулы ДНК, кодирующей синтез одной мРНК (и соответственно полипептида), рРНК или тРНК.

Участок хромосомы, где расположен ген называют **локусом**. Совокупность генов клеточного ядра представляет собой **генотип**, совокупность генов гаплоидного набора хромосом — **геном**, совокупность генов внеядерных ДНК (митохондрий, пластид, цитоплазмы) — **плазмом**.

Реализация информации, записанной в генах, через синтез белков называется **экспрессией** (проявлением) генов. Генетическая информация хранится в виде определенной последовательности нуклеотидов

ДНК, а реализуется в виде последовательности аминокислот в белке. Посредниками, переносчиками информации, выступают РНК, т.е. реализация генетической информации происходит следующим образом (рис. 4.4):

ДНК → РНК → белок

Этапы биосинтеза белка. Процесс биосинтеза белка включает два этапа: транскрипцию и трансляцию.

Транскрипция (от лат. *transcriptio* — переписывание) — синтез РНК с использованием ДНК в качестве матрицы (рис. 4.5). В результате образуются мРНК, тРНК и рРНК. Процесс транскрипции требует больших затрат энергии в виде АТФ и осуществляется ферментом РНК-полимеразой.

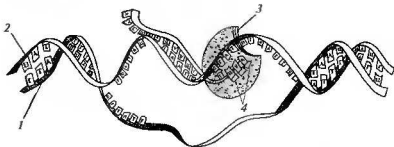


Рис. 4.5. Транскрипция (синтез РНК по ДНК)

1 — нетранскрибируемая цепь ДНК, 2 — транскрибируемая цепь ДНК, 3 — фермент, синтезирующий РНК, 4 — нуклеотиды, присоединяемые к растущей цепи РНК

Одновременно транскрибируется не вся молекула ДНК, а лишь отдельные ее отрезки. Такой отрезок (*транскриптон*) начинается *промотором* (участок ДНК, куда присоединяется РНК-полимераза и откуда начинается транскрипция) и заканчивается *терминатором* (участок ДНК, содержащий сигнал окончания транскрипции). Транскриптон — это ген с точки зрения молекулярной биологии.

Транскрипция, как и репликация, основана на способности азотистых оснований нуклеотидов к комплементарному связыванию. На время транскрипции двойная цепь ДНК разрывается, и синтез РНК осуществляется по одной цепи ДНК.

В процессе трансляции последовательность нуклеотидов ДНК переписывается на синтезирующуюся молекулу мРНК, которая выступает в качестве матрицы в процессе биосинтеза белка.

Гены прокариот состоят только из кодирующих нуклеотидных последовательностей (рис. 4.6, *а*). Гены эукариот состоят из чередующихся кодирующих (*экзонов*) и не кодирующих (*интронов*) участков (рис. 4.6, *б*). После транскрипции участки мРНК, соответствующие интронам, удаляются в ходе сплайсинга, являющегося составной частью процессинга (рис. 4.7). *Процессинг* — процесс формирования зрелой мРНК из ее предшественника *пре-мРНК*. Он включает два основных события: 1) присоединение к концам мРНК коротких последовательностей нуклеотидов, обозначающих место начала и место конца трансляции; 2) *сплайсинг* — удаление неинформативных последовательностей мРНК, соответствующих интронам ДНК. В результате сплайсинга молекулярная масса мРНК уменьшается в 10 раз.

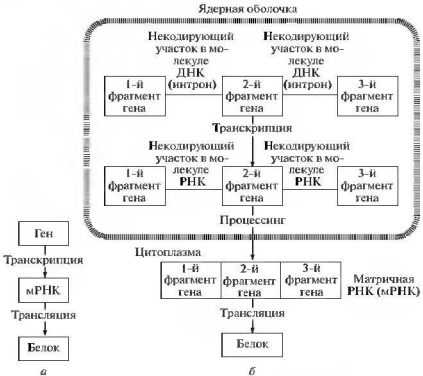


Рис. 4.6. Последовательность этапов синтеза белка:
а — в прокариотической клетке; *б* — в эукариотической клетке

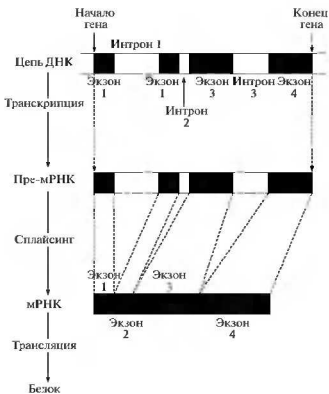


Рис. 4.7. Этапы синтеза белка у эукариот

Трансляция (от лат. *translatio* — перевод) — синтез полипептидной цепи с использованием мРНК в **роли матрицы** (рис. 4.8).

В трансляции участвуют все три типа РНК: мРНК служит информационной матрицей; тРНК доставляют аминокислоты и узнают кодоны; рРНК вместе с белками образуют рибосомы, которые удерживают мРНК; тРНК и белок осуществляют синтез полипептидной цепи.

мРНК транслируется не одной, а одновременно несколькими (до 80) рибосомами. Такие группы рибосом называются **полирибосомами (полисомами)**. На включение одной аминокислоты в полипептидную цепь необходима энергия четырех АТФ.

Генетический код. Информация о структуре белков «записана» в ДНК в виде последовательности нуклеотидов. В процессе транскрипции она переписывается на синтезирующуюся молекулу мРНК, которая выступает в качестве матрицы в процессе биосинтеза бел-

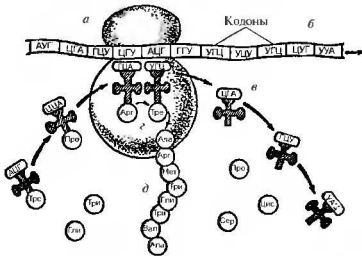


Рис. 4.8. Трансляция (синтез полипептида по мРНК)
 а — рибосома, б — мРНК, в — тРНК, г — образование пептидной связи, д — растущая полипептидная цепь

ка. Определенному сочетанию нуклеотидов ДНК, а следовательно, и мРНК, соответствует определенная аминокислота в полипептидной цепи белка. Это соответствие называют **генетическим кодом** (табл. 4.3, 4.4). Одну аминокислоту определяют три нуклеотида, объединенных в *триплет (кодон)*. Поскольку существуют четыре типа нуклеотидов, объединяясь по три в триплет, они дают $4^3 = 64$ варианта триплетов (в то время как кодируются только 20 аминокислот). Из них три являются «стоп-кодонами», прекращающими трансляцию, остальные 61 — кодирующими. Разные аминокислоты кодируются разным числом триплетов: от 1 до 6.

Таблица 4.3

Аминокислоты, входящие в состав природных белков

№ п/п	Аминокислота	Сокращенное название	№ п/п	Аминокислота	Сокращенное название
1	Аланин	Ала	11	Лейцин	Лей
2	Аргинин	Арг	12	Лизин	Лиз
3	Аспарагин	Асп	13	Метионин	Мет
4	Аспарагиновая кислота	Асп	14	Пролин	Про
5	Валин	Вал	15	Серин	Сер

Окончание

№ п/п	Аминокислота	Сокращенное название	№ п/п	Аминокислота	Сокращенное название
6	Гистидин	Гис	16	Тирозин	Тир
7	Глицин	Гли	17	Треонин	Тре
8	Глутамин	Глн	18	Триптофан	Три
9	Глутаминовая кислота	Глу	19	Фенилаланин	Фен
10	Изолейцин	Иле	20	Цистеин	Цис

Таблица 4.4

Генетический код

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У(А)	Ц(Г)	А(Т)	Г(Ц)	
У (А)	Фен	Сер	Тир	Цис	У(А)
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц(Г)
	Лей	Сер	Стоп	Стоп	А(Т)
	Лей	Сер	Стоп	Три	Г(Ц)
Ц (Г)	Лей	Про	Гис	Арг	У(А)
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц(Г)
	Лей	Про	Гли	Арг	А(Т)
	Лей	Про	Гли	Арг	Г(Ц)
А (Т)	Иле	Тре	Асн	Сер	У(А)
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц(Г)
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А(Т)
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г(Ц)
Г (Ц)	Вал	Ала	Асп	Гли	У(А)
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц(Г)
	Вал	Ала	Глу	Гли	А(Т)
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г(Ц)

Примечания: 1. Первое азотистое основание в триплете находится в левом вертикальном ряду, второе — в верхнем горизонтальном, третье — в правом вертикальном.

2. На пересечении линий трех оснований выявляется искомая аминокислота.

3. Азотистые основания вне скобок входят в состав мРНК, азотистые основания в скобках — в состав ДНК.

Свойства генетического кода:

1) код *триплетен* — одна аминокислота кодируется тремя нуклеотидами (триплетом) в молекуле нуклеиновой кислоты;

2) *код универсален* — все живые организмы от вирусов до человека используют единый генетический код;

3) *код однозначен (специфичен)* — триплет соответствует одной единственной аминокислоте.

4) *код избыточен* — одна аминокислота кодируется более чем одним триплетом;

5) *код не перекрывается* — один нуклеотид не может входить в состав сразу нескольких кодонов в цепи нуклеиновой кислоты;

6) *код коллинеарен* — последовательность аминокислот в синтезируемой молекуле белка совпадает с последовательностью триплетов в мРНК.

Этапы трансляции. Трансляция состоит из трех этапов: инициации, элонгации и терминации.

1. *Инициация* — сборка комплекса, участвующего в синтезе полипептидной цепи. Малая субчастица рибосомы соединяется с инициаторной мет-тРНК, а затем с мРНК, после чего происходит образование целой рибосомы, состоящей из малой и большой субчастиц.

2. *Элонгация* — удлинение полипептидной цепи. Рибосома перемещается вдоль мРНК, что сопровождается многократным повторением цикла присоединения очередной аминокислоты к растущей полипептидной цепи.

3. *Терминация* — завершение синтеза полипептидной молекулы. Рибосома достигает одного из трех стоп-кодонов мРНК, а так как не существует тРНК с антикодонами, комплементарными стоп-кодонам, синтез полипептидной цепи прекращается. Она высвобождается и отделяется от рибосомы. Рибосомные субчастицы диссоциируют, отделяются от мРНК и могут принять участие в синтезе следующей полипептидной цепи.

Реакции матричного синтеза. К реакциям матричного синтеза относят: самоудвоение ДНК (репликация); образование мРНК, тРНК и рРНК на молекуле ДНК (транскрипция); биосинтез белка на мРНК (трансляция). Все эти реакции объединяет то, что молекула ДНК в одном случае или молекула мРНК в другом выступают в роли матрицы, на которой происходит образование одинаковых молекул. На реакциях матричного синтеза основана способность живых организмов к воспроизведению себе подобных.

Регуляция экспрессии генов. Тело многоклеточного организма построено из разнообразных клеточных типов. Они отличаются структурой и функциями, т.е. дифференцированы. Различия проявляются в том, что помимо белков, необходимых любой клетке организма, клетки каждого типа синтезируют еще и специализированные белки:

в эпидермисе образуется кератин, в эритроцитах — гемоглобин и т.д. Клеточная дифференцировка обусловлена изменением набора экспрессируемых генов и не сопровождается какими-либо необратимыми изменениями в структуре самих последовательностей ДНК.

Контрольные вопросы и задания

1. Как классифицируют живые организмы в зависимости от типа питания?
2. Что такое метаболизм? Охарактеризуйте две составные части метаболизма живых организмов: катаболизм и анаболизм.
3. Какова роль АТФ в метаболизме?
4. На какие группы делят живые организмы по отношению к свободному кислороду?
5. Осветите основные этапы энергетического обмена.
6. Что такое фотосинтез: Из каких фаз состоит этот процесс?
7. Расскажите о хемосинтезе.
8. Как осуществляется процесс биосинтеза белка?
9. Что такое генетический код и каковы его свойства?
10. Что такое реакции матричного синтеза?

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

5.1. Воспроизведение клеток

5.1.1. Хромосомный набор

Совокупность хромосом, содержащихся в ядре, называется *хромосомным набором*. Для каждого вида живых организмов число хромосом в клетке и их форма постоянны.

В соматических клетках, содержащих двойной (*диплоидный*) набор хромосом ($2n$), хромосомы представлены парами. Хромосомы, принадлежащие к одной паре, называют *гомологичными*. Хромосомы разных пар (*негомологичные*) различаются по размерам, форме, месту расположения первичных и вторичных перетяжек.

В половых клетках, содержащих одинарный (*гаплоидный*) набор хромосом (n), хромосомы представлены в единственном числе и не имеют пары в виде гомологичной хромосомы.

5.1.2. Клеточный цикл

Клеточный цикл (жизненный цикл клетки) — период существования клетки от момента ее возникновения в результате деления материнской клетки до ее собственного деления или смерти. Продолжительность клеточного цикла зависит от типа клетки, ее функционального состояния и условий среды. Клеточный цикл включает период покоя и митотический цикл.

Период покоя (G_0). В этот период клетка выполняет свойственные ей функции и избирает дальнейшую судьбу — либо погибает, либо возвращается в митотический цикл. В непрерывно размножающихся клетках клеточный цикл совпадает с митотическим циклом, а период покоя отсутствует.

Митотический цикл. Он состоит из четырех периодов: пресинтетического (постмитотического) — G_1 , синтетического — S , постсинтетического (премитотического) — G_2 , митоза — M (рис. 5.1). Первые три

периода — это подготовка клетки к делению (интерфаза), четвертый период — само деление (митоз).

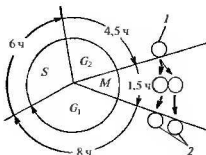


Рис. 5.1. Митотический цикл.

M — митоз, G_1 — пресинтетический период, S — синтетический период, G_2 — постсинтетический период, 1 — старая клетка ($2n4c$), 2 — молодые клетки ($2n2c$)

Интерфаза состоит из трех периодов. В первый период (G_1) увеличивается объем цитоплазмы и число органоидов, происходит рост клетки после предыдущего деления. Во втором периоде (S) происходит удвоение генетического материала (репликация ДНК), синтез белковых молекул, с которыми связывается ДНК, и превращение каждой хромосомы в две хроматиды. В третьем периоде (G_2) усиливаются процессы биосинтеза, происходит деление митохондрий и хлоропластов, удваиваются центриоли.

5.1.3. Деление эукариотических клеток

Основой размножения и индивидуального развития организмов является деление клетки.

Описано три типа деления эукариотических клеток:

- 1) *амитоз* — прямое деление;
- 2) *митоз* — не прямое деление;
- 3) *мейоз* — редукционное деление.

Амитоз — редкий способ деления клетки, характерный для стареющих или опухолевых клеток. При амитозе ядро делится путем перетяжки и равномерное распределение наследственного материала не обеспечивается. После амитоза клетка не способна вступать в митотический цикл.

5.1.3.1. Митоз

Митоз — тип деления клеток, в результате которого дочерние клетки получают генетический материал, идентичный тому, который содержался в материнской клетке.

Стадии митоза. Митоз состоит из четырех стадий (рис. 5.2).

1. Профаза — хромосомы спирализуются, центриоли (у животных клеток) расходятся к полюсам клетки, распадается ядерная оболочка, исчезают ядрышки и начинает формироваться веретено деления.

2. Метафаза — хромосомы, состоящие из двух хроматид, прикрепляются своими центромерами к нитям веретена деления. При этом все они располагаются в экваториальной плоскости. Эта структура называется *метафазной пластинкой*.

3. Анафаза — центромеры делятся и нити веретена деления растягивают отделившиеся друг от друга хроматиды к противоположным полюсам. Теперь разделенные хроматиды называются *дочерними хромосомами*.

4. Телофаза — дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, деспирализуются, нити веретена деления разрушаются, вокруг хромосом образуется ядерная оболочка, ядрышки восстанавливаются. Два образовавшихся ядра генетически идентичны. После этого следует *цитокинез* (деление цитоплазмы), в результате которого образуются две *дочерние клетки*. Органоиды распределяются между ними более или менее равномерно.

Биологическое значение митоза. В результате митоза достигается генетическая стабильность; увеличивается число клеток в организме; происходит рост организма; возможны явления регенерации и бесполого размножения у некоторых организмов.

5.1.3.2. Мейоз

Мейоз — тип деления клеток, сопровождающийся редукцией числа хромосом. В результате из первично диплоидных клеток образуются гаплоидные. В ходе мейоза наблюдается два клеточных деления, причем удвоение числа хромосом происходит только перед первым делением. Таким образом, из одной диплоидной клетки, делящейся мейотически, образуется четыре гаплоидных.

Стадии мейоза. Как и митоз, каждое из мейотических делений состоит из четырех стадий (см. рис. 5.2).

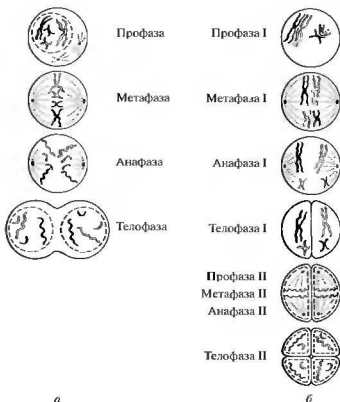


Рис. 5.2. Основные стадии митоза (а) и мейоза (б)

1. Профаза I (профаза первого мейотического деления) — происходят процессы, аналогичные процессам профазы митоза. Кроме того, гомологичные хромосомы, представленные двумя хроматидами, сближаются и «слипаются» друг с другом. Этот процесс называется *конъюгацией*. При этом происходит обмен участками гомологичных хромосом — *кроссинговер (перекрест хромосом)*, т.е. обмен наследственной информацией. После конъюгации гомологичные хромосомы отделяются друг от друга.

2. Метафаза I — происходят процессы, аналогичные процессам метафазы митоза.

3. Анафаза I — в отличие от анафазы митоза центромеры не делятся и к полюсам клетки отходят не по одной хроматиде от каждой хромосомы, а по одной хромосоме, состоящей из двух хроматид, скрепленной общей центромерой.

4. Телофаза I — образуются две клетки с гаплоидным набором.

После завершения **первого мейотического деления** следует короткая интерфаза **второго мейотического деления**. Причем на этой стадии репликации (удвоения) ДНК не происходит и, следовательно, диплоидность не восстанавливается.

Процессы, протекающие в **профазе II, метафазе II, анафазе II, телофазе II** аналогичны процессам во время митоза.

Таким образом, из одной диплоидной клетки, делящейся мейотически, образуется четыре гаплоидных.

Биологическое значение мейоза. Мейоз служит основой полового размножения и комбинативной изменчивости организмов.

Различия между митозом и мейозом отражены на рис. 5.3.

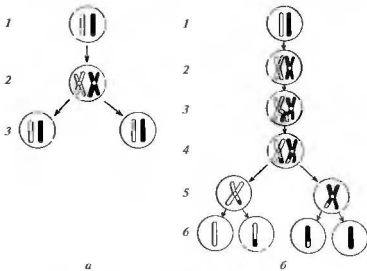


Рис. 5.3. Различия в распределении наследственного материала:
 а — при митозе 1 — материнские хромосомы ($2n2c$), 2 — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2 -периода ($2n4c$), 3 — дочерние хромосомы ($2n2c$);
 б — при мейозе. 1 — материнские хромосомы ($2n2c$); 2 — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2 -периода ($2n4c$); 3 — конъюгация ($2n4c$), 4 — кроссинговер ($2n4c$), 5 — первое мейотическое деление ($1n2c$); 6 — второе мейотическое деление ($1n1c$)

5.1.4. Деление прокариотических клеток

У прокариот митоза и мейоза нет. Бактерии размножаются бесполом путем с помощью *деления клетки*, образования *перетяжек* (или *пере-*

городок) (рис. 5.4), реже почкованием. Этим процессам предшествует удвоение кольцевой молекулы ДНК. Кроме того, для бактерий характерен половой процесс — конъюгация. При конъюгации по специальному каналу, образуемому между двумя клетками, фрагмент ДНК одной клетки передается другой клетке, т.е. изменяется наследственная информация, содержащаяся в ДНК обеих клеток. Поскольку число бактерий при этом не увеличивается, для корректности используют понятие «половой процесс», но не «половое размножение».

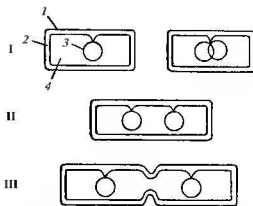


Рис. 5.4. Деление прокариот

I — стадия репликации ДНК; II — стадия синтеза плазматической мембраны; III — формирование поперечной перегородки. 1 — клеточная стенка; 2 — плазматическая мембрана; 3 — молекула ДНК; 4 — цитоплазма

5.2. Размножение организмов

Размножение — способность живых существ воспроизводить себе подобных. При этом обеспечивается непрерывность и преемственность жизни.

Принято различать бесполое и половое размножение (табл. 5.1).

Процесс **полового размножения** обычно осуществляется между двумя физиологически различными особями — мужской и женской. Они формируют особые **половые клетки (гаметы)**, при слиянии которых образуется **зигота**. При этом геномы родительских клеток смешиваются, поэтому потомки генетически отличаются от каждого из родителей и друг от друга. У гермафродитов половое размножение может проис-

Таблица 5.1

Сравнительная характеристика бесполого и полового размножения

Признак	Размножение	
	бесполое	половое
Родители	Одна особь	Обычно две особи (разного пола)
Потомство	Генетически точная копия родителя (клон)	Генетически отличны от обоих родителей
Главный клеточный механизм	Митоз	Мейоз
Время возникновения	Раньше полового	Позже бесполого
Клеточные источники наследственной информации для развития потомка	Многоклеточные одна или несколько соматических клеток родителя; одноклеточные: клетка-организм как целое	Родители образуют половые клетки (гаметы)
Эволюционное значение	Обеспечивает воспроизведение большого количества идентичных особей, поддерживает наибольшую приспособленность в маломеняющихся условиях обитания, способствует стабилизирующему естественному отбору. Более выгодно в относительно постоянных условиях	Обеспечивает биологическое разнообразие видов, возможность освоения разнообразных условий обитания, увеличивает эволюционные перспективы, способствует движущему естественному отбору. Более выгодно в изменяющихся условиях

ходить с участием только одной особи, но только в случаях отсутствия второй особи этого вида, поскольку получение генетической информации от двух разных организмов эволюционно более предпочтительно.

В процессе **бесполого размножения** участвует только одна особь. Образование гамет не происходит. Организм либо просто делится на две или более частей, либо формирует специальные структуры, из которых восстанавливаются новые индивиды, генетически идентичные материнской особи.

Бесполое размножение возникло раньше полового. Оно обеспечивает воспроизведение большого числа идентичных особей и более выгодно в относительно постоянных условиях.

Половое размножение появилось более 3 млрд лет назад. При половом размножении происходит объединение генетической информации от двух особей одного вида (родителей) в наследственном материале потомка. Следовательно, биологическое значение полового размножения заключается не только в самовоспроизведении особей, но и в обеспечении биологического разнообразия видов, их адаптивных возможностей и эволюционных перспектив. Это делает половое размножение биологически более прогрессивным, чем бесполое.

5.2.1. Бесполое размножение



Рис. 5.5. Деление
звглени зеленой

Основными формами бесполого размножения являются деление, спорообразование, почкование, фрагментация и вегетативное размножение. В двух первых случаях новый организм образуется из одной клетки родительской особи, в остальных — из группы клеток.

Деление. Самая простая форма бесполого размножения. Свойственна одноклеточным организмам. Исходная материнская клетка делится на две или несколько более или менее одинаковых дочерних клеток (рис. 5.5). Множественное деление, когда одна материнская клетка дает начало более чем двум дочерним клеткам, называется *миозогонией* (рис. 5.6).

Спорообразование, споруляция. Это форма размножения посредством спор. Встречается у всех растений, грибов и некоторых простейших. *Спора* — мелкая гаплоидная клетка, по-



Рис. 5.6. Шизогония

крытая защитным покровом (споровой оболочкой), позволяющим переносить действие различных неблагоприятных факторов среды. У многих растений процесс образования спор (спорогенез) осуществляется в особых мешковидных структурах — спорангиях. У многих организмов споры служат не только для размножения, но и для расселения. Споры большинства организмов неподвижны и распространяются пассивно. Но у некоторых водорослей и грибов споры имеют жгутики (*зооспоры*) и способны активно передвигаться.

Почкование. На теле материнской особи появляется небольшой вырост (почка), а затем происходит отделение (отпочковывание) дочерней особи. Почкование характерно для кишечнополостных (рис. 5.7). Почкование многоклеточных организмов не следует путать с формой деления клетки одноклеточных (рис. 5.8).

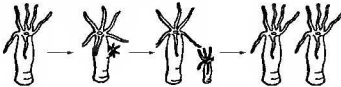


Рис. 5.7. Почкование гидры

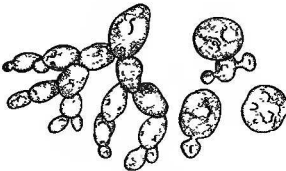


Рис. 5.8. Почкование дрожжевых грибов

Фрагментация. Заключается в распаде тела многоклеточного организма на две или более частей, которые затем превращаются в са-

мостоятельные особи. Фрагментация возможна благодаря *регенерации* — восстановлению утраченных частей тела. Она свойственна для плоских, ленточных и кольчатых червей, иглокожих (рис. 5.9).

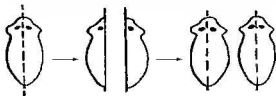


Рис. 5.9. Фрагментация планарии

Вегетативное размножение. Характерно для многих групп растений — от водорослей до цветковых. От материнского организма отделяется достаточно хорошо дифференцированная часть (отводки, усы, корневые отпрыски, поросль) или же образуются особые структуры, специально предназначенные для вегетативного размножения (луковицы, клубни, корневища и др.) (рис. 5.10).

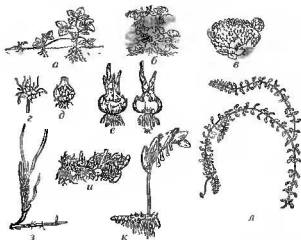


Рис. 5.10. Вегетативное размножение растений:

а — надземные ползучие побеги земляники, *б* — подземные клубни картофеля (темный клубень — старый, из которого выросло все растение), *в* — откидыши молодилы, *г* — луковички в цветении дикого лука; *д* — луковички-детки в луковиче, *е* — клубнелуковица шафрана; *ж* — то же в продольном разрезе; *з* — корневище осоки, *и* — корневище ириса (касатки); *к* — корневище купены, *л* — элодея, размножающаяся частями побегов

Клонирование. Искусственный способ размножения, не встречающийся в естественных условиях. *Клон* — совершенно одинаковое в генетическом отношении потомство, полученное в результате имплантации ядра соматической клетки донора в яйцеклетку. Таким образом, получают зиготу, минуя «классическое» оплодотворение.

5.2.2. Половое размножение

Половое размножение характерно для подавляющего большинства живых существ. Оно включает четыре основных процесса:

- 1) *гаметогенез* — образование половых клеток (гамет);
- 2) *оплодотворение* — слияние гамет и образование зиготы;
- 3) *эмбриогенез* — дробление зиготы и формирование зародыша;
- 4) *постэмбриональный период* — рост и развитие организма в после-зародышевый период

5.2.2.1. Половые клетки

Гаметы — половые клетки, при слиянии которых образуется зигота, из которой развивается новая особь. Гаметы имеют вдвое меньше хромосом, чем остальные клетки тела (соматические клетки). Они не способны делиться в отличие от большинства соматических клеток. Различают женские и мужские половые клетки. Половая принадлежность у высших форм (например, у позвоночных) определяется на генетическом уровне.

Мужские гаметы. Их называют *сперматозоидами* (если они подвижны) или *спермиями* (если они лишены жгутикового аппарата и не способны активно передвигаться). Сперматозоиды имеют очень маленькие размеры. Они состоят из головки, шейки, средней части и хвоста (рис. 5.11). В головке располагается ядро, содержащее ДНК. На переднем конце головки имеется *акросома* — видоизмененный аппарат Гольджи, который содержит литические ферменты для растворения оболочки яйцеклетки при оплодотворении. Хвост образован микротрубочками и служит для передвижения сперматозоида.

Женские гаметы. Они носят название *яйцеклеток*. Яйцеклетки, как правило, неподвижны, имеют большие, чем сперматозоиды размеры, хорошо развитую цитоплазму и значительный запас питательных веществ.

Типы яйцеклеток. Яйцеклетки разных организмов отличаются друг от друга. В зависимости от количества в яйцеклетке желтка их делят



Рис. 5.11. Строение сперматозоида

а — головка, *б* — шейка, *в* — хвост (жгутик), 1 — акросома, 2 — ядро, 3 — центриоль; 4 — митохондрии, 5 — осевая нить жгутика; 6 — плазматическая мембрана

на алецитальные, олиголецитальные, мезолецитальные, полилецитальные. В зависимости от характера распределения желтка различают гомо- или изолецитальные, телолецитальные, центролецитальные яйцеклетки (рис. 5.12).

Изолецитальные (гомолецитальные) яйцеклетки относительно мелкие с небольшим количеством равномерно распределенного желтка. Ядро в них располагается ближе к центру. Встречаются у червей, двусторчатых и брюхоногих моллюсков, иглокожих, ланцетника.

Умереннотелолецитальные яйцеклетки осетровых рыб и земноводных имеют диаметр около 1,5—2 мм и содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена на одном из полюсов (вегетативном). На противоположном полюсе (анимальном), где желтка мало, находится ядро яйцеклетки.

Резкотелолецитальные яйцеклетки некоторых рыб, пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих содержат очень много желтка, занимающего почти весь объем цитоплазмы яйцеклетки. На анимальном полюсе находится зародышевый диск с активной, лишенной

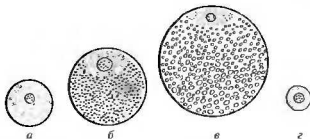


Рис. 5.12. Типы яйцеклеток хордовых животных.
а — изолецитальная; *б* — умереннотелолецитальная, *в* — резкотелолецитальная; *г* — алецитальная

желтка цитоплазмой. Такие яйцеклетки очень крупные — диаметр 10–15 мм и более.

Центролецитальные яйцеклетки характеризуются концентрацией желтка вокруг ядра, расположенного в центре, а периферические слои лишены питательных веществ. Характерны для насекомых.

Алецитальные яйцеклетки практически лишены желтка, имеют микроскопически малые размеры (диаметр 0,1–0,3 мм). Характерны для плацентарных млекопитающих, в том числе и для человека.

5.2.2.2. Образование половых клеток

Процесс образования половых клеток — *гаметогенез* — протекает в половых железах (гонадах). У высших животных женские гаметы образуются в *яичниках*, мужские — в *семенниках*. Процесс образования сперматозоидов называют *сперматогенезом*; яйцеклеток — *оогенезом*.

Гаметогенез делят на несколько фаз: размножения, роста, созревания и выделяемую при сперматогенезе — фазу формирования (рис. 5.13).

Фаза размножения. Характеризуется многократными митотическими делениями клеток стенки семенника или яичника, приводящими к образованию многочисленных *сперматогоний* и *оогоний*. Эти клетки, как и все клетки тела, диплоидны. Фаза размножения у мужчин начинается с наступлением половой зрелости и продолжается постоянно в течение почти всей жизни. В женском организме размножение оогоний начинается в эмбриогенезе и завершается к третьему году жизни.

Фаза роста. Сопровождается увеличением объема цитоплазмы клеток, накоплением ряда веществ, необходимых для дальнейших делений, репликацией ДНК и удвоением хромосом. В фазе роста клетки получают название *сперматоцитов I порядка* и *ооцитов I порядка*. Фаза роста более выражена в оогенезе, поскольку ооциты I порядка накапливают значительные количества питательных веществ.

Фаза созревания. Характеризуется мейозом. При сперматогенезе в результате I мейотического деления образуются два одинаковых *сперматоцита II порядка*, каждый из которых после второго деления мейоза формирует по две *сперматиды*.

При оогенезе профазы первого мейотического деления осуществляется еще в эмбриональном периоде, а остальные события мейоза продолжаются после полового созревания организма. Каждый месяц в одном из яичников половозрелой женщины созревает одна яйцеклетка. При этом завершается первое деление мейоза, образуются

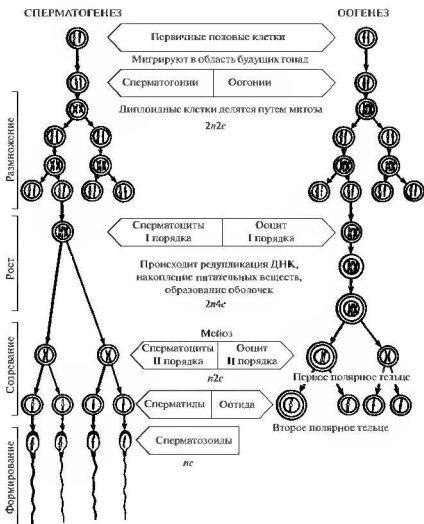


Рис. 5.13. Гаметогенез

крупный **ооцит II порядка** и **первое полярное** (направительное) **тельце**, которые вступают во второе деление мейоза. На стадии метафазы второго мейотического деления ооцит II порядка овулирует — выходит из яичника в брюшную полость, откуда попадает в яйцевод. Дальнейшее созревание его возможно лишь после слияния со сперматозоидом. Если оплодотворения не происходит, ооцит II порядка погибает.

ет и выводится из организма. В случае оплодотворения он завершает второе мейотическое деление, образуя зрелую яйцеклетку — *ооиду* — и *второе полярное тельце*. Полярные тельца никакой роли в оогенезе не играют и, в конце концов, погибают. Таким образом, в результате фазы созревания из каждой диплоидной клетки формируются гаплоидные клетки: при сперматогенезе — четыре сперматиды, при оогенезе — одна оотида и три полярных тельца.

Фаза формирования. Характерна только для сперматогенеза. Суть ее состоит в том, что сперматиды приобретают свойственную сперматозоидам морфологию и подвижность.

5.2.2.3. Оплодотворение

Оплодотворение — процесс слияния мужской и женской половых клеток (гамет), в результате которого образуется оплодотворенная яйцеклетка (зигота), т.е. из двух гаплоидных гамет образуется одна диплоидная клетка (зигота).

Различают следующие виды оплодотворения: 1) *наружное*, когда половые клетки сливаются вне организма; 2) *внутреннее*, когда половые клетки сливаются внутри половых путей особи; 3) *перекрестное*, когда объединяются половые клетки разных особей; 4) *самооплодотворение* — при слиянии гамет, продуцируемых одним и тем же организмом; 5) *моноспермию*; 6) *полиспермию*.

Моноспермия или полиспермия — все зависит от числа сперматозоидов, оплодотворяющих одну яйцеклетку.

Для большинства видов животных, обитающих или размножающихся в воде, свойственно *наружное перекрестное* оплодотворение, которое осуществляется по типу моноспермии. Подавляющее большинство наземных животных и некоторые водные виды имеют *внутреннее перекрестное* оплодотворение, причем для части птиц и рептилий характерна полиспермия. Самооплодотворение встречается среди гермафродитов, да и то в исключительных случаях.

У человека процесс оплодотворения происходит в маточной трубе, куда после овуляции попадает ооцит II порядка и могут находиться многочисленные сперматозоиды. При контакте с яйцеклеткой акросома сперматозоида выделяет ферменты, разрушающие оболочки яйцеклетки и обеспечивающие проникновение сперматозоида внутрь. После проникновения сперматозоида яйцеклетка формирует на поверхности толстую непроницаемую *оболочку оплодотворения*, препятствующую полиспермии.

Проникновение сперматозоида стимулирует ооцит II порядка к дальнейшему делению. Он осуществляет анафазу и телофазу II мейотического деления и становится зрелым яйцом. В результате в цитоплазме яйцеклетки оказывается два гаплоидных ядра, называемых *мужским* и *женским пронуклеусами*, которые сливаются с образованием диплоидного ядра — *зиготы*.

У цветковых растений, кроме слияния гаплоидных гамет — одного из спермиев с яйцеклеткой и образования диплоидной зиготы, из которой развивается зародыш семени, происходит слияние *второго спермия* с диплоидной *вторичной клеткой* и формирование *триплоидных клеток*, из которых образуется *эндосперм*. Этот процесс называется *двойным оплодотворением* (рис. 5.14).

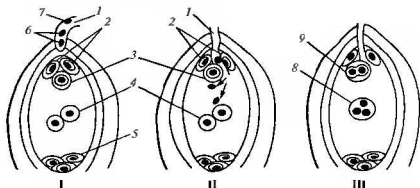


Рис. 5.14. Стадии (I—III) двойного оплодотворения у цветковых растений
 1 — пыльцевая трубка; 2 — синергиды; 3 — яйцеклетка;
 4 — полярные ядра; 5 — антиподы; 6 — спермии; 7 — вегетативное
 ядро; 8 — триплоидное ядро эндосперма; 9 — зигота

Для некоторых групп организмов характерны типы полового размножения (без оплодотворения), один из которых называется *партеногенез* — развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки. Характерен для многих общественных насекомых (муравьев, пчел, термитов), а также для коловраток, дафний и даже некоторых рептилий. Встречается и у растений (одуванчик).

5.2.3. Типы редукции числа хромосом

Мейоз и происходящая в ходе него *редукция* — уменьшение числа хромосом — у разных групп живых организмов происходит в разные периоды жизненного цикла.

Существуют три типа редукции числа хромосом (рис. 5.15):

1) *гаметическая редукция* характерна для большинства животных. Редукционное (мейотическое) деление происходит непосредственно перед образованием гамет. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия, а гаплоидная представлена лишь гаметами;

2) *зиготическая редукция* характерна для некоторых простейших (например, споровиков). Редукция числа хромосом осуществляется сразу после образования зиготы. В жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза, а диплоидная представлена зиготой.

3) *спорическая (смешанная) редукция* характерна для всех высших растений. Уменьшение числа хромосом происходит перед образованием спор, а не гамет. Диплоидная и гаплоидная фазы жизненного цикла существуют более или менее значительное время (при этом у моховидных преобладает гаплоидная стадия — гаметофит, а у всех других групп высших растений — диплоидная — спорофит).

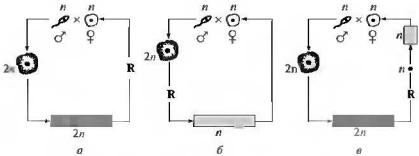


Рис. 5.15. Типы редукции числа хромосом:
а — гаметическая, б — зиготическая, в — спорическая (смешанная)

5.3. Индивидуальное развитие организмов

5.3.1. Типы онтогенеза

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от зарождения до конца жизни (смерти или нового деления). У видов, размножающихся половым путем, он начинается с оплодотворения яйцеклетки. У видов с бесполом размножением онтогенез начинается с обособления одной или группы клеток материнского организма. У прокариот и одноклеточных эукариотических организмов онтогенез представляет собой, по сути, клеточный цикл, обычно завершающийся делением или гибелью клетки.

Онтогенез есть процесс реализации наследственной информации особи в определенных условиях среды.

Типы онтогенеза. Различают два основных типа онтогенеза: прямой и непрямой. При *прямом типе развития* рождающийся организм в основном сходен со взрослым, а стадия метаморфоза отсутствует. При *непрямом типе развития* образуется личинка, отличающаяся от взрослого организма внешним и внутренним строением, а также по характеру питания, способу передвижения и ряду других особенностей. Во взрослую особь личинка превращается в результате *метаморфоза*. Непрямое развитие дает организмам значительные преимущества. Непрямое развитие встречается в личиночной форме, прямое — в неличиночной и внутриутробной.

Непрямой (личиночный) тип развития проходят многие виды беспозвоночных и некоторые позвоночные животные (рыбы, земноводные). У них в процессе развития формируются одна или несколько личиночных стадий. Наличие личинки обусловлено относительно малыми запасами желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития либо необходимостью расселения видов, ведущих сидячий, малоподвижный или паразитический образ жизни. Личинки живут самостоятельно, активно питаются, растут, развиваются. У них имеется ряд специальных провизорных, т.е. временных, отсутствующих у взрослых форм, органов. В зависимости от особенностей метаморфоза непрямой (личиночный) тип развития может быть: а) с неполным превращением: б) с полным превращением (рис. 5.16). При развитии с *неполным превращением* личинка постепенно утрачивает временные личиночные органы и приобретает постоянные, характерные для взрослой особи (например, кузнечики). При развитии с *полным превращением* личинка сначала превращается в неподвижную куколку, из которой выходит взрослый организм совершенно непохожий на личинку (например, бабочки).

Прямой неличиночный (яйцекладный) тип развития имеет место у ряда беспозвоночных, а также у рыб, пресмыкающихся, птиц и некоторых млекопитающих, яйца которых богаты желтком. При этом зародыш длительное время развивается внутри яйца. Основные жизненные функции у таких зародышей осуществляются специальными провизорными органами — зародышевыми оболочками.

Прямой внутриутробный тип развития характерен для высших млекопитающих и человека, яйцеклетки которых почти лишены желтка. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм. Для этого из тканей матери и зародыша развивается сложный провизорный орган — *плацента*. Завершается этот тип развития процессом деторождения.

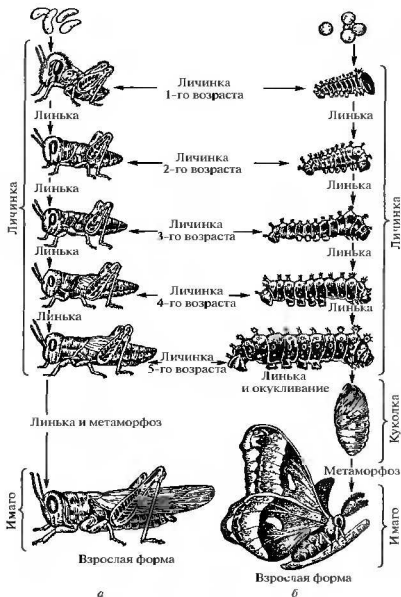


Рис. 5.16. Непрямой (личиночный) тип развития.

а — с неполным превращением (кузнечик), *б* — с полным превращением (бабочка)

Периоды онтогенеза. Онтогенез многоклеточных организмов подразделяют на периоды: *эмбриональный* (развитие зародыша) и *постэмбриональный* (послезародышевое развитие). Для плацентарных животных различают *пренатальный* (до рождения) и *постнатальный* (после рождения) периоды. Нередко выделяют также *проэмбриональный* период (сперматогенез и оогенез).

5.3.2. Эмбриональное развитие

Эмбриональное развитие (эмбриогенез) начинается с момента оплодотворения, представляет собой процесс преобразования зиготы в многоклеточный организм и завершается выходом из яйцевых или зародышевых оболочек (при личиночном и неличиночном типах развития) либо рождением (при внутриутробном). Эмбриогенез включает процессы дробления, гастрюляции, гисто- и органогенеза.

Дробление. Это ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых происходит образование **бластомеров** (рис. 5.17). Образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. В процессе дробления суммарный объем зародыша не изменяется, а размеры составляющих его клеток уменьшаются. Характер дробления у разных групп организмов различен и определяется типом яйцеклетки. Различают *полное* дробление, когда зигота дробится целиком, и *неполное*, когда дробится только часть ее. Полное дробление, в свою очередь, бывает *равномерным*, если образующиеся бластомеры примерно одинаковы по величине, и *неравномерным*, если они различаются по размерам. Дробление бывает *синхронным* или *асинхронным* в зависимости от того, одновременно или нет происходит деление бластомеров.

В результате ряда дроблений образуется морула, а из нее бластула или сразу бластула. **Морула** — многоклеточный зародыш, состоящий из группы тесно прилегающих друг к другу клеток и напоминающий тутовую ягоду. **Бластула** — многоклеточный шаровидный зародыш с однослойной стенкой и полостью внутри — образуется в результате *бластуляции*. При бластуляции бластомеры смещаются к периферии, образуя **бластодерму**. Появившаяся при этом внутренняя полость заполняется жидкостью и становится первичной полостью тела — **бластоцелью**.

Гастрюляция. После образования бластулы начинается гастрюляция — процесс образования двух- или трехслойного зародыша — **гастрюлы** (рис. 5.18). Она формируется в результате перемещения клеток бластодермы. Образующиеся слои клеток называют **зародышевыми**

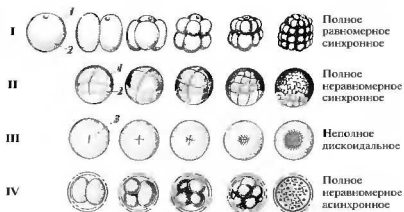


Рис. 5.17. Дробление у хордовых животных:

I — ланцетник; II — амфибии; III — птицы; IV — млекопитающие*

1 — анимальный полюс зародыша; 2 — вегетативный полюс зародыша; 3 — зародышевый диск

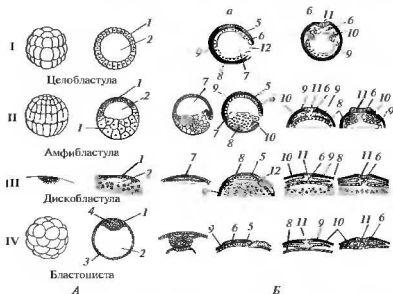


Рис. 5.18. Бластуляция (А) и гастрюляция (Б) у хордовых животных:

I — ланцетник; II — амфибии; III — птицы; IV — млекопитающие; а, б — продольный и поперечный срезы зародышей; 1 — бластодерма;

2 — бластоцель, 3 — трофобласт, 4 — внутренняя клеточная масса, 5 — нейроэктодерма, 6 — хорда, 7 — гастроцель, 8 — энтодерма, 9 — эктодерма; 10 — мезодерма; 11 — нервная пластинка, 12 — бластопор (первичный рот)

листьями: наружный — *эктодермой*; внутренний — *энтодермой*, находящийся между ними — *мезодермой*. Каждый из зародышевых листков дает начало тем или иным органам. В ряде случаев возможно смешанное происхождение.

В зависимости от типа бластулы клетки в ходе гастрюляции перемещаются по-разному. Выделяют четыре основных способа гастрюляции: *инвагинация* (впячивание), *эпибolia* (обрастание), *иммиграция* (проникновение внутрь), *деламинация* (расслоение), которые в чистом виде почти не встречаются, что дает основание выделять пятый способ — *смешанный (комбинированный)*. За гастрюляцией следуют гисто- и органогенез.

Гисто- и органогенез. При этих процессах происходит формирование тканей и органов зародыша в результате дифференцировки клеток и зародышевых листков. Процесс появления и нарастания морфологических, биохимических и функциональных различий между отдельными клетками и частями развивающегося зародыша называют **дифференцировкой**. Процесс дифференцировки обеспечивается дифференциальной активностью генов, т.е. активностью разных групп генов в различных типах клеток; из эктодермы образуются нервная система, эпидермис кожи и его производные (роговые чешуи, перья и волосы, зубы); из мезодермы образуется мускулатура, скелет, выделительная, половая и кровеносная системы; из энтодермы образуются пищеварительная система и ее железы (печень, поджелудочная железа), дыхательная система.

5.3.3. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональное (послезародышевое) развитие начинается с момента рождения (при внутриутробном развитии зародыша у млекопитающих) или с момента выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до смерти живого организма. Постэмбриональное развитие сопровождается **ростом**. При этом он может быть ограничен определенным сроком или длиться в течение всей жизни.

Все стадии индивидуального развития любого организма подвержены влиянию факторов внешней среды, в которой он формируется. Температура, свет, влажность, разнообразные химические вещества (ядохимикаты, алкоголь, никотин, ряд лекарственных препаратов и др.) могут нарушать нормальный ход онтогенеза и приводить к различным заболеваниям и смерти.

Контрольные вопросы и задания

1. Чем отличаются и в каких клетках содержатся гаплоидный и диплоидный хромосомные наборы?
2. Из каких периодов состоит клеточный цикл?
3. Какие способы деления эукариотических клеток известны?
4. Как протекает митоз? В чем состоит его биологическое значение?
5. Как протекает мейоз? В чем состоит его биологическое значение?
6. Как происходит деление прокариотических клеток?
7. Назовите отличия полового и бесполого размножения.
8. Какие существуют типы бесполого размножения живых организмов?
9. Из каких четырех основных процессов складывается половое размножение?
10. Каково строение и как идет процесс образования половых клеток.
11. Расскажите о процессе оплодотворения.
12. Какие существуют типы онтогенеза?
13. Как протекает эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов?

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Генетика — наука, изучающая наследственность и изменчивость организмов. **Наследственность** — способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функций, развития). **Изменчивость** — способность организмов приобретать новые признаки. Наследственность и изменчивость — два противоположных, но взаимосвязанных свойства организма.

6.1. Наследственность

6.1.1. Основные понятия

Ген и аллели. Единицей наследственной информации является **ген** (с точки зрения генетики) — участок хромосомы, определяющий развитие у организма одного или нескольких признаков. **Аллели** — различные состояния одного и того же гена, располагающиеся в определенном локусе (участке) гомологичных хромосом и определяющие развитие одного какого-то признака. Гомологичные хромосомы имеются только в клетках, содержащих диплоидный набор хромосом. Их нет в половых клетках (гаметах) эукариот и у прокариот.

Доминантные и рецессивные признаки и аллели. **Признак (фен)** — некоторое качество или свойство, по которому можно отличить один организм от другого. Явление преобладания у гибрида признака одного из родителей называется **доминированием**. Признак, проявляющийся в первом поколении гибридов, называют **доминантным**, а внешне исчезающий — **рецессивным**. Аллель, определяющий доминантный признак, называют **доминантным**; он обозначается латинской заглавной буквой: *A, B, C, ...*, а аллель, определяющий рецессивный признак — **рецессивным**; он обозначается строчной буквой: *a, b, c, ...* Доминантный аллель обеспечивает развитие признака как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии, рецессивный аллель проявляется только в гомозиготном состоянии.

Гомозигота и гетерозигота. Организмы (зиготы) могут быть гомозиготными и гетерозиготными. **Гомозиготные организмы** имеют в своем

генотипе два одинаковых аллеля — оба доминантные или оба рецессивные (AA или aa). **Гетерозиготные организмы** имеют один из аллелей в доминантной форме, а другой — в рецессивной (Aa). Гомозиготные особи не дают расщепления в следующем поколении, а гетерозиготные дают расщепление.

Доминантные и рецессивные признаки у человека

<i>Доминантный признак</i>	<i>Рецессивный признак</i>
Карликовость	Нормальный рост
Полидактилия (многопалость)	Норма
Курчавые волосы	Прямые волосы
Нерыжие волосы	Рыжие волосы
Раннее облысение	Норма
Длинные ресницы	Короткие ресницы
Крупные глаза	Маленькие глаза
Карие глаза	Голубые или серые глаза
Близорукость	Норма
Сумеречное зрение (куриная слепота)	Норма
Веснушки на лице	Отсутствие веснушек
Нормальная свертываемость крови	Слабая свертываемость крови (гемофилия)
Цветовое зрение	Отсутствие цветового зрения (дальтонизм)

Разные аллельные формы генов возникают в результате мутаций. Ген может мутировать неоднократно, образуя много аллелей. **Мультиаллельный аллелизм** — явление существования более двух альтернативных аллельных форм гена, имеющих различные проявления в фенотипе. Два и более состояний гена возникают в результате мутаций. Ряд мутаций вызывает появление серии аллелей ($A, a_1, a_2, \dots, a_n$ и т.д.), которые находятся в разных доминантно-рецессивных отношениях друг к другу.

Фенотип и генотип. **Генотип** — совокупность всех генов организма. **Фенотип** — совокупность всех признаков организма. К ним относят: морфологические (внешние) признаки (цвет глаз, окраска цветков), биохимические (форма молекулы структурного белка или фермента), гистологические (форма и размер клеток), анатомические и т.д. С другой стороны, признаки можно разделить на качественные (цвет глаз) и количественные (масса тела). Фенотип зависит от генотипа и условий внешней среды.

Фенотип развивается в результате взаимодействия генотипа и условий внешней среды. Последние в меньшей степени влияют на качественные признаки и в большей — на количественные.

Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения (закон доминирования): при скрещивании чистых линий у всех гибридов первого поколения проявляется один признак (доминантный).

Второй закон Менделя. После этого Г. Мендель скрестил между собой гибриды первого поколения:

$P(F_1)$	♀ Aa (желтые семена)	× ♂ Aa (желтые семена)		
Гаметы	A a	A a		
F_2	AA (желтые : семена)	Aa (желтые : семена)	Aa (желтые : семена)	aa (зеленые : семена)

Второй закон Менделя — закон расщепления признаков: гибриды первого поколения при их скрещивании расщепляются в определенном числовом соотношении: особи с рецессивным проявлением признака составляют $\frac{1}{4}$ часть от общего числа потомков.

Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несет доминантный признак, а часть рецессивный, называют **расщеплением**. В случае моногибридного скрещивания это соотношение выглядит следующим образом: $1AA:2Aa:1aa$, т.е. 3:1 (в случае полного доминирования) или 1:2:1 (при неполном доминировании); при дигибридном скрещивании — 9:3:3:1 или $(3:1)^2$; при полигибридном — $(3:1)^n$.

Доминантный ген не всегда полностью подавляет рецессивный ген. Такое явление называют **неполным доминированием**. Примером неполного доминирования служит наследование окраски цветков растения ночная красавица:

P	♀ AA (красные цветки)	× ♂ aa (белые цветки)		
Гаметы	A	a		
F_1	Aa (розовые цветки)			
$P(F_1)$	♀ Aa (розовые цветки)	× ♂ Aa (розовые цветки)		
Гаметы	A a	A a		
F_2	AA (красные : цветки)	Aa (розовые : цветки)	Aa (розовые : цветки)	aa (белые : цветки)



Грегор Иоганн Мендель (1822—1884) — австрийский ученый, основоположник генетики. Впервые применил гибридологический метод и обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами

Цитологические основы единообразия первого поколения и расщепления признаков во втором поколении. Они состоят в расхождении гомологичных хромосом и образовании гаплоидных половых клеток в мейозе.

Гипотеза (закон) чистоты гамет. Она заключается в следующем:

- 1) при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один аллель из аллельной пары, т.е. гаметы генетически чисты;
- 2) у гибридного организма гены не гибридизуются (не смешиваются) и находятся в чистом аллельном состоянии.

Статистический характер явления расщепления. Из гипотезы чистоты гамет следует, что закон расщепления есть результат случайного сочетания гамет, несущих разные гены. При случайном характере соединения гамет общий результат оказывается закономерным. Отсюда следует, что при моногибридном скрещивании отношение 3:1 (в случае полного доминирования) или 1:2:1 (при неполном доминировании) следует рассматривать как закономерность, основанную на статистических явлениях. Это касается и случая полигибридного скрещивания. Точное выполнение числовых соотношений при расщеплении возможно лишь при большом количестве изучаемых гибридных особей. Таким образом, законы генетики носят статистический характер.

Анализ потомства. Анализирующее скрещивание позволяет установить гомозиготен или гетерозиготен организм по доминантному гену. Для этого скрещивают особь, генотип которой следует определить, с особью, гомозиготной по рецессивному гену. Часто скрещивают одного из родителей с одним из потомков. Такое скрещивание называется **возвратным**.

В случае гомозиготности доминантной особи расщепления не произойдет:

<i>P</i>	♀ <i>AA</i> × ♂ <i>aa</i>
Гаметы	<i>A</i> <i>a</i>
<i>F</i> ₁	<i>Aa</i>

В случае гетерозиготности доминантной особи произойдет расщепление:

<i>P</i>	♀ <i>Aa</i> × ♂ <i>aa</i>
Гаметы	<i>A</i> <i>a</i> <i>a</i>
<i>F</i> ₁	<i>Aa</i> <i>aa</i>

Третий закон Менделя. Г. Мендель провел дигибридное скрещивание растений гороха с желтыми и гладкими семенами и растений гороха с зелеными и морщинистыми семенами (и те, и другие чистые линии), а затем скрестил их потомков (рис. 6.1). В результате им было

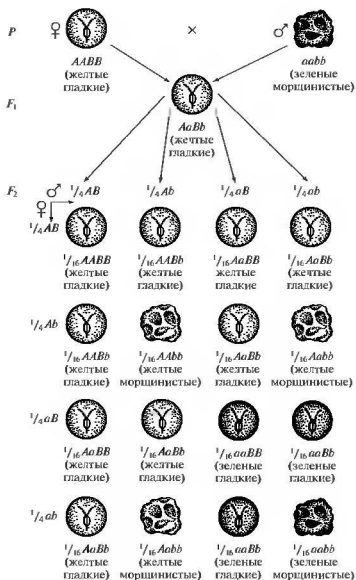


Рис. 6.1. Дигибридное скрещивание гороха, отличающегося по окраске и форме семян.

A — желтая окраска, a — зеленая, B — гладкая форма, b — морщинистая

установлено, что каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании (расщепляется 3:1), т.е. независимо от другой пары признаков.

В итоге были получены следующие данные:

$9/16$ — растения гороха с желтыми гладкими семенами;

$3/16$ — растения гороха с желтыми морщинистыми семенами;

$3/16$ — растения гороха с зелеными гладкими семенами;

$1/16$ — растения гороха с зелеными морщинистыми семенами.

Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования (наследования) признаков: расщепление по каждому признаку идет независимо от других признаков.

Цитологической основой независимого комбинирования является случайный характер расхождения гомологичных хромосом каждой пары к разным полюсам клетки в процессе мейоза независимо от других пар гомологичных хромосом. Этот закон справедлив только в том случае, когда гены, отвечающие за развитие разных признаков, находятся в разных хромосомах. Исключения составляют случаи сцепленного наследования.

6.1.3. Сцепленное наследование. Нарушение сцепления

Развитие генетики показало, что не все признаки наследуются в соответствии с законами Менделя. Так, закон независимого наследования генов справедлив только для генов, расположенных в разных хромосомах.



Томас Хант Морган (1866—1945) — американский генетик. Впервые начал исследования на плодовой мушке дрозофиле Морган и его школа создали в итоге этих опытов хромосомную теорию наследственности. Лауреат Нобелевской премии 1933 г.

Закономерности сцепленного наследования генов были изучены в начале 20-х гг. XX в. Т. Морганом и его учениками. Объектом их исследований была плодовая мушка дрозофила (срок ее жизни невелик, но за год можно получить несколько десятков поколений; ее кариотип составляют всего четыре пары хромосом).

***Закон Моргана** — гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются преимущественно вместе.*

Гены, лежащие в одной хромосоме, называют **сцепленными**. Все гены одной хромосомы называют **группой сцепления**.

В ряде случаев сцепление может нарушаться. Причина нарушения сцепления — **кроссинговер** (перекрест хромосом) — обмен участками хромосом в профазе первого мейотического деления. Кроссинговер приводит к **генетической рекомбинации**. Чем дальше друг от друга расположены гены, тем чаще между ними происходит кроссинговер. На этом явлении основано построение **генетических карт** — определение последовательности расположения генов в хромосоме и примерного расстояния между ними.

6.1.4. Генетика пола

Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют **аутосомами**, хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, — **половыми**, или **гетерохромосомами**. В клетке человека содержится 46 хромосом или 23 пары (22 пары аутосом и одна пара половых хромосом). Половые хромосомы обозначают как X - и Y -хромосомы. Женщины имеют две X -хромосомы, а мужчины одну X - и одну Y -хромосому.

Существует пять типов хромосомного определения пола:

1) ♀ XX , ♂ XY — характерен для млекопитающих (в том числе и для человека), червей, ракообразных, большинства насекомых (в том числе для дрозофил), большинства земноводных, некоторых рыб;

2) ♀ XY , ♂ XX — характерен для птиц, пресмыкающихся, некоторых земноводных и рыб, некоторых насекомых (чешуекрылые);

3) ♀ XX , ♂ $X0$ — (0 обозначает отсутствие хромосом) встречается у некоторых насекомых (прямокрылые);

4) ♀ $X0$, ♂ XX — встречается у некоторых насекомых (равнокрылые);

5) гаплодиплоидный тип (♀ $2n$, ♂ n) встречается, например, у пчел и муравьев: самцы развиваются из неоплодотворенных гаплоидных яйцеклеток (партогенез), самки — из оплодотворенных диплоидных.

Наследование признаков, гены которых находятся в X - и Y -хромосомах, называют **наследованием, сцепленным с полом**. В половых хромосомах могут находиться гены, не имеющие отношения к развитию половых признаков.

При сочетании XY большинство генов, находящихся в X -хромосоме, не имеют аллельной пары в Y -хромосоме. Также гены, расположенные в Y -хромосоме, не имеют аллелей в X -хромосоме. Такие организмы называют **гемизиготными**. В этом случае проявляется рецессивный ген, имеющийся в генотипе в единственном числе. Так, X -хромосома может содержать ген, вызывающий гемофилию (пониженную свертываемость крови). Тогда все мужские особи, получившие

эту хромосому, будут страдать этим заболеванием, так как Y-хромосома не содержит доминантного аллеля.

6.1.5. Генетика крови

По системе АВ0 у человека четыре группы крови. Группа крови определяется геном I. У человека группу крови обеспечивают три гена I^A , I^B , I^0 . Два первых кодоминантны по отношению друг к другу и оба доминантны по отношению к третьему. В результате у человека по генетике шесть групп крови, а по физиологии — четыре:

I группа	0	I^0I^0	гомозигота
II группа	A	I^AI^A	гомозигота
		I^AI^0	гетерозигота
III группа	B	I^BI^B	гомозигота
		I^BI^0	гетерозигота
IV группа	AB	I^AI^B	гетерозигота

У разных народов соотношение групп крови в популяции различно (табл. 6.1).

Таблица 6.1

Распределение групп крови по системе АВ0 у разных народов, %

Народность	0 (I)	A (II)	B (III)	AB (IV)
Австралийцы	54,3	40,3	3,8	1,6
Англичане	43,5	44,7	8,6	3,2
Арабы	44	33	17,7	5,3
Венгры	29,9	45,2	17	7,9
Голландцы	46,3	42,1	8,5	3,1
Индийцы	30,2	24,5	37,2	8,1
Китайцы	45,5	22,6	25	6,9
Русские	32,9	35,8	23,2	8,1
Японцы	31,1	36,7	22,7	9,5

Кроме того, кровь разных людей может отличаться резус-фактором: иметь положительный резус-фактор (Rh^+) или отрицательный (Rh^-) (табл. 6.2).

Резус-фактор крови определяет ген R. R^+ дает информацию о выработке белка (резус положительный белок), а ген R^- — не дает. Первый ген доминирует над вторым. Если Rh^+ кровь перелить человеку с Rh^- кровью, то у него образуются специфические агглютинины, и повторное введение такой крови вызовет реакцию агглютинации.

Когда у Rh⁻ женщины развивается плод, унаследовавший у отца положительный резус, может возникнуть резус-конфликт. Первая беременность, как правило, заканчивается благополучно, а повторная — заболеванием ребенка или мертворождением.

Таблица 6.2

Распределение резус-фактора у разных народов, %

Народность	Резус-фактор	
	положительный	отрицательный
Австралийские аборигены	100	0
Американские индейцы	90—98	2—10
Арабы	72	28
Баски	64	36
Китайцы	98—100	0—2
Мексиканцы	100	0
Норвежцы	85	15
Русские	86	14
Эскимосы	99—100	0—1
Японцы	99—100	0—1

6.1.6. Взаимодействие генов

Генотип — не просто механический набор генов, это исторически сложившаяся система из взаимодействующих между собой генов. Точнее, взаимодействуют не сами гены (участки молекул ДНК), а образуемые на их основе продукты (РНК и белки).

Взаимодействовать могут как аллельные гены, так и неаллельные (табл. 6.3).

Взаимодействие аллельных генов. Различают три типа взаимодействия аллельных генов: полное доминирование, неполное доминирование, кодоминирование.

Полное доминирование — явление, когда доминантный ген полностью подавляет работу рецессивного гена, в результате чего развивается доминантный признак.

Неполное доминирование — явление, когда доминантный ген не полностью подавляет работу рецессивного гена, в результате чего развивается промежуточный признак.

Кодоминирование (независимое проявление) — явление, когда в формировании признака у гетерозиготного организма участвуют оба аллеля. У человека с серией множественных аллелей представлен ген, опреде-

Таблица 6.3

Типы взаимодействия генов

Тип взаимодействия генов	Характер взаимодействия	Расщепление по фенотипу в F_2	Генотипический состав фенотипических классов		Пример
			<i>Взаимодействие аллельных генов</i>		
Полное доминирование	Доминантный аллель A подавляет рецессивный аллель a	3 : 1	$3A-1aa$	Наследование цвета семян гороха	
Неполное доминирование	Признак у гетерозиготной формы выражен слабее, чем у гомозиготной	1 : 2 : 1	$1AA : 2Aa : 1aa$	Наследование окраски цветков ночной красавицы	
Кодоминирование	В гетерозиготном состоянии каждый из аллельных генов вызывает развитие контролируемого им признака	1 : 2 : 1	$1I^A I^A : 2I^A I^B : 1I^B I^B$	Наследование групп крови у человека	
<i>Взаимодействие неаллельных генов</i>					
Кооперация	Доминантные гены из разных пар (A, B), присутствуя в генотипе вместе, вызывают формирование нового признака. Присутствуя каждый по отдельности, гены A и B вызывают развитие своих признаков	9 : 3 : 3 : 1	$9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb$	Наследование формы гребня кур	
Комплементарность	Доминантные гены из разных пар (A, B), присутствуя в генотипе вместе, вызывают формирование нового признака. Присутствуя каждый по отдельности, гены A и B развитие признака не вызывают	9 : 7	$(9A-B- : 3A-bb + 3aaB- + 1aabb)$	Наследование цвета цветков душистого горошка	

Тип взаимодействия генов	Характер взаимодействия	Расщепление по фенотипу в F_2	Генотипический состав фенотипических классов	Пример
Эпистаз: доминантный рецессивный	Гены одной аллельной пары подавляют действие генов другой	13 : 3 9 : 3 : 4	$(9I-C- + 3I-cc + 1iicc) :$ $(3ccI-)$ $9A-C- :$ $3aaC- :$ $(3A-cc + 1aaCC)$	Наследование окраски оперения кур Наследование окраски шерсти у домашних мышей
Полимерия	Одновременное действие нескольких неаллельных генов	15 : 1	$(9A_1-A_2- + 3A_1-a_2a_2 + 3a_1a_1A_2-) :$ $1a_1a_1a_2a_2$	Наследование цвета кожи у человека

ляющий группу крови. При этом гены, обуславливающие группы крови А и В, являются кодоминантными по отношению друг к другу и оба доминантны по отношению к гену, определяющему группу крови 0.

Взаимодействие неаллельных генов. Различают четыре типа взаимодействия неаллельных генов: кооперацию, комплементарность, эпистаз и полимерию.

Кооперация — явление, когда при взаимном действии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых имеет свое собственное фенотипическое проявление, происходит формирование нового признака.

Комплементарность — явление, когда признак развивается только при взаимном действии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развитие признака.

Эпистаз — явление, когда один ген (как доминантный, так и рецессивный) подавляет действие другого (неаллельного) гена (как доминантного, так и рецессивного). *Ген-подавитель* (супрессор) может быть доминантным (доминантный эпистаз) или рецессивным (рецессивный эпистаз).

Полимерия — явление, когда несколько неаллельных доминантных генов отвечают за сходное воздействие на развитие одного и того же признака. Чем больше таких генов присутствуют в генотипе, тем ярче проявляется признак. Явление полимерии наблюдается при наследовании количественных признаков (цвет кожи, масса тела, удой коров).

В противоположность полимерии наблюдается такое явление, как **плейотропия** — множественное действие гена, когда один ген отвечает за развитие нескольких признаков.

6.1.7. Хромосомная теория наследственности.

Нехромосомное наследование

Хромосомная теория наследственности. Ее основные положения:

- 1) ведущую роль в наследственности играют хромосомы;
- 2) гены расположены в хромосоме в определенной линейной последовательности;
- 3) каждый ген расположен в определенном месте (локусе) хромосомы; аллельные гены занимают одинаковые локусы в гомологичных хромосомах;
- 4) гены гомологичных хромосом образуют группу сцепления; число их равно гаплоидному набору хромосом;
- 5) между гомологичными хромосомами возможен обмен аллельными генами (кроссинговер);

б) частота кроссинговера между генами пропорциональна расстоянию между ними.

Нехромосомное наследование. Согласно хромосомной теории наследственности ведущую роль в наследственности играют ДНК хромосом. Однако ДНК содержатся также в митохондриях, хлоропластах и в цитоплазме. Нехромосомные ДНК называют *плазмидами*. Клетки не имеют специальных механизмов равномерного распределения плазмид в процессе деления, поэтому одна дочерняя клетка может получить одну генетическую информацию, а вторая — совершенно другую. Наследование генов, содержащихся в плазмидах, не подчиняется менделевским закономерностям наследования, а их роль в формировании генотипа еще мало изучена.

6.1.8. Основные методы генетики

Гибридологический метод — скрещивание (гибридизация) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам. Потомков от таких скрещиваний называют гибридами.

Генеалогический метод (метод родословных) — изучение наследования какого-либо признака у человека в ряде поколений. Позволяет прогнозировать вероятность передачи потомкам наследственных заболеваний.

Близнецовый метод — изучение проявления признаков у однояйцовых близнецов. Позволяет оценить роль внешней среды в формировании фенотипа.

Цитогенетический метод — изучение количества, формы и размеров хромосом. Позволяет обнаружить хромосомные и геномные мутации.

Биохимический метод — изучение наследственно обусловленных нарушений обмена веществ. Позволяет обнаружить генные мутации.

Популяционный метод — изучение частоты встречаемости генов и генотипов в популяциях. Дает информацию о степени гетерозиготности и полиморфизма (неоднородности) человеческих популяций.

6.2. Изменчивость

Изменчивость — способность организмов приобретать новые признаки. Это приводит к разнообразию свойств и признаков у особей различной степени родства. Изменения фенотипа могут быть связа-

ны либо с влиянием среды на *экспрессию* генов, либо с изменениями самого генетического материала. В зависимости от этого различают ненаследственную (модификационную) изменчивость и наследственную (генетическую) изменчивость.

6.2.1. Ненаследственная (модификационная) изменчивость

Ненаследственная изменчивость:

- 1) затрагивает только фенотип (генотип не изменяется);
- 2) не передается по наследству;
- 3) носит приспособительный характер к условиям среды.

В основе модификационной изменчивости лежит то обстоятельство, что наследуется не сам признак, а лишь способность к его развитию. В зависимости от условий среды признак может проявляться в различной степени (варьировать) (рис. 6.2). Границы варьирования (изменчивости) признака называют *нормой реакции*. Норма реакции зависит от генов, а условия среды определяют, какой вариант в пределах этой нормы реакции реализуется в данном случае.

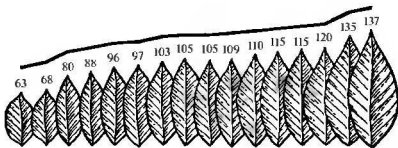


Рис. 6.2. Вариационный ряд листьев лавровишни (цифрами показана длина листьев в миллиметрах)

Нормы реакции различных признаков неодинаковы. Как правило, качественные признаки обладают узкой нормой реакции (например, группа крови), количественные — широкой (например, рост и масса тела).

Дать объективную оценку изменчивому признаку можно только проанализировав большое количество особей. Для оценки признака строят *вариационную кривую* и находят среднюю величину признака. Значения величины признака образуют непрерывный ряд вокруг средней величины. Наиболее часто встречаются особи со средними значе-

ниями развития признака, и чем больше признак отклоняется от среднего значения, тем меньше особей им обладают.

Как было отмечено ранее, генотип — это не механический набор генов, т.е. если есть ген, то обязательно должен развиваться признак. От взаимодействия генов в геноипе и влияния окружающей среды зависят степень выраженности и частота проявления отдельных генов в фенотипе.

Экспрессивность — степень проявления варьирующего признака. Экспрессивность характеризует степень отклонения признака от его средней величины.

Пенетрантность — степень пробиваемости генов в признак. Этот показатель измеряется в процентах, выражается как отношение числа особей, несущих данный признак, к числу особей, несущих ген, потенциально способный реализоваться в признак. Пенетрантность какого-либо гена может быть полной (100%), если данный признак отмечен у всех особей, и неполной, если он проявляется только у части особей популяции.

6.2.2. Наследственная (генотипическая) изменчивость

Наследственная изменчивость:

- 1) затрагивает генотип;
- 2) передается по наследству;
- 3) носит случайный характер.

Наследственная изменчивость бывает комбинативной и мутационной.

Комбинативная изменчивость. Она возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов в процессе полового размножения. Источниками комбинативной изменчивости являются: 1) независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении и их случайное сочетание при оплодотворении; 2) рекомбинация генов в результате кроссинговера. Таким образом, в процессе комбинативной изменчивости молекулярная структура генов не изменяется, однако новые сочетания аллелей в генотипах приводят к появлению организмов с новыми фенотипами.

Мутационная изменчивость. Она возникает в результате мутаций. **Мутации** — качественные или количественные изменения ДНК организмов, приводящие к изменениям их генотипа.

Мутации характеризуются следующими свойствами:

- 1) внезапные скачкообразные изменения в наследственности;

2) стойкие изменения наследственного материала (передаются по наследству);

3) качественные (дискретные) изменения (не образуют непрерывного ряда вокруг средней величины);

4) ненаправленные изменения (носят случайный характер).

Мутации могут быть полезными (очень редко), вредными (большинство мутаций) и нейтральными (безразличными для данных условий существования организма); могут повторяться (сходные мутации могут возникать неоднократно).

Существует несколько принципов классификации мутаций:

1) по изменению генотипа:

- генные;
- хромосомные;
- геномные;

2) по изменению фенотипа:

- морфологические;
- биохимические;
- физиологические;
- летальные и др.;

3) по отношению к генеративному пути:

- соматические;
- генеративные;

4) по проявлению мутации в гетерозиготе:

- доминантные;
- рецессивные;

5) по локализации в клетке:

- ядерные,
- цитоплазматические;

6) по причинам возникновения:

- спонтанные;
- индуцированные.

Генные (точковые) мутации связаны с изменением нуклеотидной последовательности ДНК одного гена. Существуют два механизма генных мутаций: замена одного нуклеотида другим и выпадение или вставка одного из них. В результате происходит изменение в транскрипции РНК и синтезе белков, что обуславливает появление новых или измененных признаков. Вставка и выпадение нуклеотидов приводят к более значительным последствиям, чем их замена, так как происходит сдвиг триплетов и изменяется не одна аминокислота, а вся дальнейшая последовательность аминокислот.

ДНК	ТТЦ—ТГТ—ААА—ТТТ—ЦАГ ААГ—АЦА—ТТТ—ААА—ГТЦ	исходная ДНК
полипептид	фен—цис—лиз—фен—глю	
ДНК	ТТЦ—ТГТ—ААЦ—ТТТ—ЦАГ ААГ—АЦА—ТТГ—ААА—ГТЦ	замена пары А—Т на Ц—Г
полипептид	фен—цис— тир —фен—глю	
ДНК	ТТЦ—ТГТ—ААЦ—АГТ—ТЦА—Г ААГ—АЦА—ТТГ—ТАА—АГТ—Ц	вставка пары Ц—Г
полипептид	фен—цис—асн—иле—сер	
ДНК	ТТЦ—ТГТ—АА↑Т—ТТЦ—АГ ААГ—АЦА—ТТ↓А—ААГ—ТЦ	выпадение пары А—Т
полипептид	фен—цис— тир —фен	

Хромосомные мутации связаны с перемещением участков хромосом. В изменении структуры хромосом могут быть задействованы участки одной хромосомы или разных, негомологичных, хромосом. Различают разные виды хромосомных мутаций:

- А Б В Г Д Е** — исходный порядок генов;
- А Б В Г Д** — утрата участка (делеция);
- А Б Б В Г Д Е** — удвоение участка (дупликация);
- А Б Г В Д Е** — поворот участка на 180° (инверсия);
- А Б В М Н О** — обмен участков между негомологичными хромосомами (транслокация);
- А Б В Г М Д Е** — перемещение участка внутри одной хромосомы (транспозиция).

Механизм хромосомных мутаций заключается в образовании при воздействии мутагенов разрывов хромосом с возможной утратой некоторых фрагментов и воссоединении частей хромосомы в ином порядке по сравнению с исходной хромосомой.

Геномные мутации связаны с изменением числа хромосом. Различают полиплоидию и гетероплоидию. *Полиплоидия* — увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору ($3n$ — триплоидия, $4n$ — тетраплоидия и т.д.). Причины полиплоидии могут быть различны: образование в процессе мейоза гамет с нередуцированным числом хромосом; слияние соматических клеток или их ядер; удвоение хромосом без последующего деления клеток. Полиплоидия часто встречается у растений и редко у животных. *Гетероплоидия* — изменение числа хро-

мосом, не кратное гаплоидному набору ($2n - 1$ — моносомия; $2n + 1$ — трисомия; полисомия и др. по отдельным хромосомам). Причина гетероплоидии — нерасхождение отдельных гомологичных хромосом при гаметогенезе, в результате чего появляются гаметы, в которых некоторые хромосомы либо отсутствуют, либо представлены в двойном количестве. Изменение числа хромосом часто приводит к нарушению развития и даже летальности. Например, болезнь Дауна обусловлена наличием трех хромосом 21-й пары.

Соматические мутации — мутации соматических клеток — передаются при вегетативном размножении. **Генеративные мутации** — мутации половых клеток — передаются при половом размножении.

6.2.3. Мутагенные факторы

Мутагенные факторы можно разделить на две группы. С одной стороны, мутации могут происходить самопроизвольно вследствие ошибок в ходе репликации, репарации и рекомбинации ДНК. С другой стороны, они могут быть вызваны внешними причинами — мутагенами. **Мутагены** — факторы внешней (окружающей) среды, вызывающие мутацию. Их делят на физические (ультрафиолетовые, рентгеновские и гамма-лучи, повышенная или пониженная температура); химические (бенз(а)пирен, азотистая кислота); биологические (некоторые вирусы).

В настоящее время в результате производственной деятельности человека усиливается загрязнение окружающей среды мутагенами. Как следствие растет число мутаций как среди людей, так и среди других живых организмов. Подавляющее большинство мутаций носит вредный характер: они способствуют увеличению заболеваемости и смертности.

Зачастую мутагены одновременно являются и **канцерогенами** — факторами, вызывающими развитие злокачественных опухолей.

6.3. Селекция

Селекция — создание новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с нужными человеку свойствами. *Породы животных, сорта растений, штаммы микроорганизмов* — это совокупности особей, созданные человеком и обладающие какими-либо ценными для него качествами. Теоретической основой селекции служит генетика.

6.3.1. Основные методы селекции

Основные методы селекции — отбор, гибридизация, полиплоидия, мутагенез, а также клеточная и генная инженерия.

Отбор. В селекции действует естественный и искусственный отбор (табл. 6.4). *Искусственный отбор* бывает бессознательный и методический. *Бессознательный отбор* проявляется в сохранении человеком лучших особей для разведения и употреблении в пищу худших без сознательного намерения вывести более совершенный сорт или породу. *Методический отбор* осознанно направлен на выведение нового сорта или породы с желаемыми качествами.

В процессе селекции наряду с искусственным отбором не прекращает своего действия и *естественный отбор*, который повышает приспособляемость организмов к условиям окружающей среды.

Таблица 6.4

Сравнительная характеристика естественного и искусственного отбора

Признак	Естественный отбор	Искусственный отбор
Исходный материал для отбора	Индивидуальные признаки организмов	Индивидуальные признаки организмов
Отбирающий фактор	Условия среды (живая и неживая природа)	Человек
Путь благоприятных изменений	Остаются, накапливаются, передаются по наследству	Отбираются, становятся производительными
Путь неблагоприятных изменений	Уничтожаются в борьбе за существование	Отбираются, бракуются, уничтожаются
Направленность действия	Отбор признаков, полезных особи, популяции, виду	Отбор признаков, полезных человеку
Результат отбора	Новые виды	Новые сорта растений, породы животных, штаммы микроорганизмов
Формы отбора	Движущий, стабилизирующий, дисруптивный	Массовый, индивидуальный, бессознательный (стихийный), методический (сознательный)

Отбор бывает массовый и индивидуальный. *Массовый отбор* — выделение из исходного материала целой группы особей с желательными признаками и получение от них потомства. *Индивидуальный отбор* — выделение отдельных особей с желательными признаками и получе-

ние от них потомства. Массовый отбор чаще применяют в селекции растений, а индивидуальный — в селекции животных, что связано с особенностями размножения растений и животных.

Гибридизация. Методом отбора нельзя получить новые генотипы. Для создания новых благоприятных комбинаций признаков (генотипов) применяют гибридизацию. Различают внутривидовую и межвидовую (отдаленную) гибридизацию.

Внутривидовая гибридизация — скрещивание особей одного вида. Применяют близкородственное скрещивание и скрещивание неродственных особей.

Близкородственное скрещивание (инбридинг) (например, самоопыление у растений) ведет к повышению гомозиготности, что, с одной стороны, способствует закреплению наследственных свойств, а с другой — приводит к снижению жизнеспособности, продуктивности и вырождению.

Скрещивание неродственных особей (аутбридинг) позволяет получить гетерозисные гибриды. Если сначала вывести гомозиготные линии, закрепив желательные признаки, а затем провести перекрестное опыление между разными самоопыляющимися линиями, то в результате в ряде случаев появляются высокоурожайные гибриды. Явление повышенной урожайности и жизнеспособности у гибридов первого поколения, полученных при скрещивании родителей чистых линий, называется **гетерозисом**. Основная причина эффекта гетерозиса — отсутствие проявления вредных рецессивных аллелей в гетерозиготном состоянии. Однако уже со второго поколения эффект гетерозиса быстро снижается.

Межвидовая (отдаленная) гибридизация — скрещивание разных видов. Используется для получения гибридов, сочетающих ценные свойства родительских форм (тритикале — гибрид пшеницы и ржи, мул — гибрид кобылы и осла, лошак — гибрид коня и ослицы). Обычно отдаленные гибриды бесплодны, так как хромосомы родительских видов отличаются настолько, что невозможен процесс конъюгации, в результате чего нарушается мейоз. Преодолеть бесплодие у отдаленных гибридов растений удастся с помощью полиплоидии. Восстановление плодovitости у гибридов животных более сложная задача, так как получение полиплоидов у животных невозможно.

Полиплоидия — увеличение числа хромосомных наборов. Полиплоидия позволяет избежать бесплодия межвидовых гибридов. Кроме того, многие полиплоидные сорта культурных растений (пшеница, картофель) имеют более высокую урожайность, чем родственные диплоидные виды. В основе явления полиплоидии лежат три причины:

удвоение хромосом в неделящихся клетках, слияние соматических клеток или их ядер, нарушение процесса мейоза с образованием гамет с нередуцированным (двойным) набором хромосом. Искусственно полиплоидию вызывают обработкой семян или проростков растений колхицином. Колхицин разрушает нити веретена деления и препятствует расхождению гомологичных хромосом в процессе мейоза.

Мутагенез. В естественных условиях частота возникновения мутаций сравнительно невелика. Поэтому в селекции используют *индуцированный (искусственно вызванный) мутагенез* — воздействие на организм в условиях эксперимента каким-либо мутагенным фактором для возникновения мутации. Делают это с целью изучения влияния фактора на живой организм или получения нового признака. Мутации носят ненаправленный характер, поэтому селекционер сам отбирает организмы с новыми полезными свойствами.

Клеточная и генная инженерия как методы селекции рассмотрены в главе 9.

6.3.2. Селекция растений, животных и микроорганизмов

6.3.2.1. Селекция растений

Для селекционера очень важно знать свойства исходного материала, используемого в селекции. В этом плане очень важны два достижения отечественного селекционера Н.И. Вавилова:

- 1) закон гомологических рядов в наследственной изменчивости;
- 2) учение о центрах происхождения культурных растений.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Основная идея закона: виды и роды, генетически близкие (связанные друг с другом единством происхождения), характеризуются сходными рядами в наследственной изменчивости. Так, например, и у мягкой, и у твердой пшеницы, и у ячменя существуют остистые, короткоостые и безостые колосья (рис. 6.3). Зная наследственные изменения у одного



Николай Иванович Вавилов (1887—1943) — отечественный ботаник, генетик, растениевод, географ. Автор закона гомологических рядов наследственной изменчивости и учения о центрах происхождения культурных растений

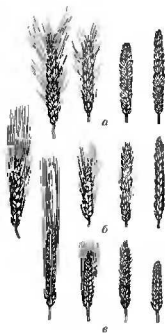


Рис. 6.3. Гомологичные ряды изменчивости по форме колосов у мягкой (*а*) и твердой (*б*) пшеницы и ячменя (*в*). Во всех случаях есть остистые, короткоостистые, вздутые и безостые формы

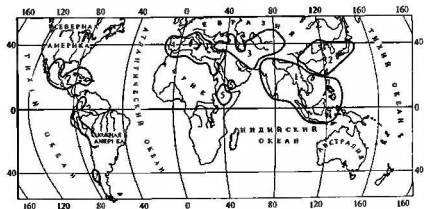


Рис. 6.4. Центры происхождения культурных растений (пояснение в табл. 6.5)

вида, можно предвидеть сходные изменения у родственных видов и родов, что используется в селекции. Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходство в изменчивости их признаков. Закон был сформулирован Н.И. Вавиловым применительно к растениям, а позднее подтвержден для животных и микроорганизмов.

Учение о центрах происхождения культурных растений. Суть учения состоит в следующем: каждая сельскохозяйственная культура лучше развивается в тех условиях, которые в большей степени соответствуют экологическим условиям той местности, откуда произошло это растение. Н.И. Вавилов выделил семь центров происхождения культурных растений (рис. 6.4, табл. 6.5).

Таблица 6.5

Центры происхождения культурных растений

№ п/п	Центры происхождения	Местоположение	Культурные растения
1	Южно-азиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан и др. (50% культурных растений)
2	Восточно-азиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня и др. (20% культурных растений)
3	Юго-западно-азиатский	Малая и Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, виноград, чеснок, груша, абрикос и др. (14% культурных растений)
4	Средиземно-морский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, кормовые травы (11% культурных растений)
5	Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, сорго, кофейное дерево, банан
6	Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
7	Южно-американский	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, хинное дерево, кокаиновый куст

В селекции растений наиболее широко используют такие методы, как *массовый отбор*, *внутривидовая гибридизация*, *отдаленная гибридизация*, *полиплоидия*.

Большой вклад в селекцию плодовых растений внес отечественный селекционер И.В. Мичурин. На основе методов межсортовой и межвидовой гибридизации, отбора и воздействия условий среды им были созданы многие сорта плодовых культур. Благодаря его работам многие южные сорта плодовых культур удалось распространить на средней полосе нашей страны.

Многие сорта культурных растений являются полиплоидными. Такковы некоторые сорта пшеницы, ржи, клевера, картофеля, свеклы и т.д. Сочетание отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм позволило преодолеть бесплодие отдаленных гибридов. В результате многолетних работ академика Н.В. Цицина и его сотрудников были получены гибриды пшеницы и ржи (тритикале).



Иван Владимирович Мичурин (1855—1935) — отечественный биолог-селекционер. Создатель многочисленных сортов плодовых и ягодных культур. Предложил и широко использовал новые методы селекции: ментора, оценки и отбора сеянцев, ускорения селекционного процесса и др.

К наиболее важным достижениям селекции растений следует отнести создание большого количества высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных растений.

6.3.2.2. Селекция животных

Также как культурные растения, домашние животные имеют диких предков. Процесс превращения диких животных в домашних называют **одомашниванием** (**доместикацией**). Почти все домашние животные относятся к высшим позвоночным животным — птицам и млекопитающим (табл. 6.6).

В селекции животных наиболее широко используются такие методы, как *индивидуальный отбор*, *внутривидовая гибридизация* (*родственное и неродственное скрещивание*), *отдаленная (межвидовая) гибридизация*.

Использование индивидуального отбора связано с половым размножением животных, когда получить сразу много потомков затруднительно. В связи с этим селекционеру важно определить наследственные признаки самцов, которые непосредственно у них не проявляются (жирномолочность, яйценоскость). Поэтому оценка животных может быть осуществлена по родословной и по качеству их потомства. Кроме того, следует учитывать *экстерьер*, т.е. совокупность внешних признаков животного. Подбор производителей в животноводстве особенно актуален в связи с применением в настоящее время искусственного осеменения, позволяющего получить от одного организма значительное число потомков.

Родственное скрещивание ведет к гомозиготности и чаще всего сопровождается уменьшением устойчивости животных к неблагоприятным факторам среды, снижением плодовитости и т.п. Для устранения неблагоприятных последствий используют неродственное скрещивание разных линий и пород. На основе межпородного скрещивания были созданы высокопродуктивные сельскохозяйственные животные (в частности, М.Ф. Иванов создал высокопродуктивную породу свиней белая украинская, породу овец асканийский рамбулье). Неродственное скрещивание сопровождается *гетерозисом*. Суть данного

Таблица 6.6

Промыселы основных домашних животных

Вид	Дикий предок	Первичный центр одомашнивания	Время одомашнивания, тыс. лет назад
Собака	Волк	Европа, Передняя Азия, Северная Азия (Сибирь), Восточная Азия	15—10
Овца	Азиатский муфлон	Передняя Азия	10—9
Коза	Безоаровый козел	Передняя Азия	10—9
Свинья	Дикий кабан	Передняя Азия	9—8
Корова	Тур	Малая Азия, Европа, Северная Африка	8—6
Буйвол	Индийский дикий буйвол	Южная и Юго-Восточная Азия	7,5—5
Осел	Кулан	Передняя Азия, Северо-Восточная Африка	6—5
Лошадь	Тарпан	Евразия	6—5
Куры	Банкивские и красные куры	Южная и Юго-Восточная Азия	6—5
Кошка	Дикая кошка	Северная Африка (Египет), Ближний и Средний Восток	5,5—5
Туттовый шелко-пряд	Дикий туттовый шелкопряд	Южная и Юго-Восточная Азия	5,5—5
Пчелы	Дикие пчелы	Центральная Африка, Южная Азия	5
Гусь	Серый гусь	Европа, Северо-Восточная Африка, Азия	5—4
Утка	Кряква	Европа, Азия	4—3
Северный олень	Дикий северный олень	Саяны — Алтай	3
Кролик	Дикий кролик	Европа	3
Индюк	Дикий индюк	Мексика	2

явления состоит в том, что гибриды первого поколения имеют повышенную жизнеспособность и усиленное развитие. Примером эффективного использования гетерозиса служит выведение гибридных цыплят (бройлеров).

Отдаленная (межвидовая) гибридизация животных приводит к бесплодию гибридов. Но благодаря явлению гетерозиса широко используется человек. Среди достижений по отдаленной гибридизации животных следует отметить мула (гибрид кобылы и осла), бестера (гибрид белуги и стерляди), продуктивного гибрида карпа и карася, гибридов, полученных от скрещивания крупного рогатого скота с яками и зебу, отдаленных гибридов свиней и т.д.

6.3.2.3. Селекция микроорганизмов

К микроорганизмам относят: прокариоты — бактерии, сине-зеленые водоросли; эукариоты — грибы, микроскопические водоросли, простейшие.

В селекции микроорганизмов наиболее широко используются *индуцированный мутагенез* и последующий *отбор групп генетически идентичных клеток (клонов)*, методы *клеточной и генной инженерии*.

Деятельность микроорганизмов используют в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, их ферментативную активность (грибов и бактерий) — при производстве молочных продуктов, хлебопечении, виноделии и др. С помощью микроорганизмов получают аминокислоты, белки, ферменты, спирты, полисахариды, антибиотики, витамины, гормоны, интерферон и пр.

Выведены штаммы бактерий, способные разрушать нефтепродукты, что позволит использовать их для очистки окружающей среды. Ведутся работы по перенесению генетического материала азотфиксирующих микроорганизмов в геном почвенных бактерий, которые этими генами не обладают, а также непосредственно в геном растений. Это достижение избавит промышленность от необходимости производить огромное количество азотных удобрений.

Контрольные вопросы и задания

1. Что представляют собой ген и аллели, гомозигота и гетерозигота, генотип и фенотип?

2. Расскажите об опытах Г. Менделя. Какие законы он сформулировал?
3. Что такое сцепленное наследование и нарушение сцепления?
4. Какие пять типов хромосомного определения пола известны?
5. Какие существуют заболевания, сцепленные с полом?
6. Как генетически определяются группы крови и резус-фактор человека?
7. Охарактеризуйте формы взаимодействия аллельных и неаллельных генов?
8. Сформулируйте основные положения хромосомной теории наследственности.
9. Охарактеризуйте основные методы генетики.
10. В чем состоят отличия между наследственной и ненаследственной изменчивостью живых организмов?
11. Что такое мутация? Какие бывают мутации? Какие известны мутагенные факторы?
12. Что такое селекция? Охарактеризуйте основные методы селекции.
13. Каковы основные достижения селекции растений, животных и микроорганизмов?

7.1. Эволюционное учение

Эволюционное учение (теория эволюции) — наука, изучающая историческое развитие жизни: причины, закономерности и механизмы. Различают микро- и макроэволюцию. **Микроэволюция** — эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов. **Макроэволюция** — эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В их основе лежат одинаковые принципы и механизмы.

7.1.1. Развитие эволюционных идей

Гераклит, Эмпидокл, Демокрит, Лукреции, Гиппократ, Аристотель и другие античные философы высказали первые представления о развитии живой природы.

Карл Линней верил в сотворение природы богом и постоянство видов, но допускал возможность возникновения новых видов путем скрещивания или под влиянием условий среды. В книге «Система природы» К. Линней обосновал вид как универсальную единицу и основную форму существования живого; каждому виду животных и растений присвоил двойное обозначение, где существительное — название рода, прилагательное — наименование вида (например, человек разумный); описал огромное количество растений и животных; разработал основные принципы систематики растений и животных и создал их первую классификацию.



Карл Линней (1707—1778) — шведский естествоиспытатель. Основоположник принципов и методов систематики органического мира. Впервые последовательно применил бинарную номенклатуру растений и животных.

Жан Батист Ламарк создал первое целостное эволюционное учение. В работе «Философия зоологии» (1809) он

выделил основное направление эволюционного процесса — постепенное усложнение организации от низших форм к высшим. Также он развил гипотезу о естественном происхождении человека от обезьяноподобных предков, перешедших к наземному образу жизни. Ламарк считал движущей силой эволюции стремление организмов к совершенству и утверждал, что приобретенные признаки наследуются, т.е. органы, необходимые в новых условиях, в результате упражнения развиваются (шея у жирафа), а ненужные органы вследствие неупражнения атрофируются (глаза у крота). Однако Ламарк не смог раскрыть механизмы эволюционного процесса. Его гипотеза о наследовании приобретенных признаков оказалась несостоятельной, а утверждение о внутреннем стремлении организмов к усовершенствованию — ненаучным.

Эволюционное учение Чарлза Дарвина. Оно основывалось на понятиях «борьба за существование» и «естественный отбор». Предпосылками возникновения учения Ч. Дарвина были следующие: накопление к тому времени богатого материала по палеонтологии, географии, геологии, биологии; развитие селекции; успехи систематики; появление клеточной теории; собственные наблюдения ученого во время кругосветного плавания на корабле «Бигль». Свои эволюционные идеи Ч. Дарвин изложил в ряде работ: «Происхождение видов путем естественного отбора», «Изменение домашних животных и куль-



Жан Батист Ламарк (1744—1829) — французский натуралист, ботаник, зоолог, палеонтолог; эволюционист. Ввел термин «биология». Создатель первой целостной эволюционной теории. Впервые разделил животных на позвоночных и беспозвоночных



Чарлз Роберт Дарвин (1809—1882) — английский натуралист, основоположник материалистического эволюционного учения о происхождении видов путем естественного отбора. Автор ряда трудов по эволюции органического мира: «Происхождение видов путем естественного отбора», «Изменение домашних животных и культурных растений под влиянием одомашнивания», «Происхождение человека и половой подбор»

турных растений под влиянием одомашнивания», «Происхождение человека и половой подбор» и др.

Учение Дарвина сводится к следующему:

1) каждая особь того или иного вида обладает индивидуальностью (*изменчивость*);

2) черты индивидуальности (хотя и не все) могут передаваться по наследству (*наследственность*);

3) особи производят большее количество потомков, чем доживает до половой зрелости и начала размножения, т.е. в природе идет *борьба за существование*;

4) преимущество в борьбе за существование остается за наиболее приспособленными особями, которые имеют больше шансов оставить после себя потомство (*естественный отбор*);

5) в результате естественного отбора происходит постепенное усложнение уровней организации жизни и *возникновение видов*.

Факторы эволюции по Ч. Дарвину. К факторам эволюции Ч. Дарвин отнес изменчивость, наследственность, борьбу за существование, естественный отбор.

Наследственность — способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функции, развития).

Изменчивость — способность организмов приобретать новые признаки.

Борьба за существование — весь комплекс взаимоотношений организмов с условиями окружающей среды: с неживой природой (абиотическими факторами) и с другими организмами (биотическими факторами). Борьба за существование не является «борьбой» в прямом смысле слова, фактически это стратегия выживания и способ существования организма. Различают внутривидовую, межвидовую борьбу и борьбу с неблагоприятными факторами окружающей среды. *Внутривидовая борьба* — борьба между особями одной популяции. Всегда идет очень напряженно, так как особи одного вида нуждаются в одних и тех же ресурсах. *Межвидовая борьба* — борьба между особями популяций разных видов. Идет, когда виды конкурируют за одни и те же ресурсы, либо когда они связаны отношениями типа «хищник—жертва». *Борьба с неблагоприятными абиотическими факторами среды* особенно проявляется при ухудшении условий среды; усиливает внутривидовую борьбу.

В борьбе за существование выявляются наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи. Борьба за существование ведет к естественному отбору.

Естественный отбор — процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.

На основе дарвинизма перестроились все биологические и многие другие естественные науки.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ). В настоящее время наиболее общепризнанной является *синтетическая теория эволюции*. Основные положения СТЭ будут рассмотрены ниже. Сравнительная характеристика основных положений эволюционного учения Ч. Дарвина и СТЭ дана в табл. 7.1.

Таблица 7.1

Сравнительная характеристика основных положений эволюционного учения Ч. Дарвина и синтетическая теория эволюции (СТЭ)

Признак	Эволюционная теория Ч. Дарвина	Синтетическая теория эволюции
Основные результаты эволюции	1. Повышение приспособленности организмов к условиям среды. 2. Повышение уровня организации живых существ. 3. Увеличение многообразия организмов	
Единица эволюции	Вид	Популяция
Факторы эволюции	Наследственность, изменчивость, борьба за существование, естественный отбор	Мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, естественный отбор
Движущий фактор	Естественный отбор	
Трактовка термина «естественный отбор»	Выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных форм	Избирательное воспроизводство генотипов
Формы естественного отбора	Движущий (и половой как его разновидность)	Движущий, стабилизирующий, дизруптивный

Возникновение приспособлений. Каждое приспособление вырабатывается на основе наследственной изменчивости в процессе борьбы за существование и отбора в ряду поколений. Естественный отбор поддерживает только целесообразные приспособления, которые помогают организму выживать и оставлять потомство.

Приспособленность организмов к среде не абсолютна, а относительна, так как условия среды обитания могут изменяться. Доказательством этого служат многие факты. Например, рыбы прекрасно приспособлены к водной среде обитания, но все эти адаптации совершенно непригодны для других сред обитания. Ночные бабочки со-

бирают нектар со светлых цветков, хорошо заметных ночью, но часто летят на огонь и гибнут.

7.1.2. Микроэволюция

7.1.2.1. Вид и популяции

Вид (биологический вид) — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал.

Виды различаются между собой по *критериям* — характерным признакам и свойствам:

1) *морфологический критерий* — сходство внешнего и внутреннего строения;

2) *генетический критерий* — набор хромосом (их число, размеры, форма), характерный для вида;

3) *физиологический критерий* — сходство всех процессов жизнедеятельности, прежде всего размножения;

4) *биохимический критерий* — сходство белков, обусловленное особенностями ДНК;

5) *географический критерий* — определенный ареал, занимаемый видом;

6) *экологический критерий* — совокупность факторов внешней среды, в которых существует вид.

Вид характеризуется совокупностью критериев. Ни один из критериев не является абсолютным. Например, морфологическое сходство могут иметь разные виды, но они не скрещиваются между собой (виды-двойники встречаются у комаров, крыс и др.). Физиологический критерий также не абсолютен: большинство разных видов в природных условиях не скрещиваются или потомство их бесплодно, но есть исключения — ряд видов канареек, гополей и др. Таким образом, для установления видовой принадлежности необходимо использовать совокупность критериев.

Население вида, как правило, распадается на относительно изолированные группы особей — популяции. **Популяция** — совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида.

Главный фактор, определяющий единство популяции и ее относительную обособленность, — свободное скрещивание особей — *панмиксия*. Внутри популяции каждый организм одного пола имеет равную вероятность на образование брачной пары с любым организмом другого пола. Степень свободного скрещивания особей внутри популяции гораздо выше, чем между особями соседних популяций.

Популяция является структурной единицей вида и единицей эволюции. Эволюционируют не отдельные особи, а группы особей, объединенные в популяции. Эволюционные процессы в популяции происходят в результате изменения частот аллелей и генотипов.

7.1.2.2. Генетика популяций

Генетическая структура популяции. Она зависит от соотношения в популяции различных генотипов и аллелей. Совокупность генов всех особей популяции называют *генофондом*. Генофонд характеризуют частоты аллелей и генотипов. **Частота аллеля** — это его доля во всей совокупности аллелей данного гена. Сумма частот всех аллелей равна единице:

$$p + q = 1,$$

где p — доля доминантного аллеля (A); q — доля рецессивного аллеля (a).

Зная частоты аллелей, можно вычислить **частоты генотипов** в популяции:

$\sigma \backslash \varphi$	$p (A)$	$q (a)$
$p (A)$	$p^2 (AA)$	$pq (Aa)$
$q (a)$	$pq (Aa)$	$q^2 (aa)$

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p и q — частоты доминантного (A) и рецессивного (a) аллелей соответственно; p^2 — частота гомозиготного доминантного генотипа (AA); $2pq$ — частота гетерозиготного доминантного генотипа (Aa), q^2 — частота гомозиготного рецессивного генотипа (aa).

Описанная закономерность носит название «закон Харди—Вайнберга».

Закон Харди—Вайнберга. Он был установлен в 1908 г. английским математиком Г. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом независимо друг от друга.

Закон Харди—Вайнберга: при определенных условиях относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение.

Закон справедлив, если соблюдаются следующие условия:

- 1) популяция велика;
- 2) в популяции осуществляется свободное скрещивание (панмиксия);
- 3) отсутствует отбор;
- 4) не возникает новых мутаций;
- 5) нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

Популяций, удовлетворяющих этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует. На популяции всегда действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, ее генофонда получило название *элементарного эволюционного процесса*. Без изменения генофонда популяции эволюционный процесс невозможен.

7.1.2.3. Факторы эволюции

Элементарные факторы эволюции — факторы, изменяющие частоту аллелей и генотипов в популяции (генетическую структуру популяции). Выделяют несколько основных элементарных факторов эволюции: мутационный процесс, комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, естественный отбор.

Мутационный процесс приводит к возникновению новых аллелей (или генов) и их сочетаний в результате мутаций. В результате мутации возможен переход гена из одного аллельного состояния в другое ($A \rightarrow a$) или изменение гена вообще ($A \rightarrow C$). Мутационный процесс в силу случайности мутаций не обладает направленностью и без участия других факторов эволюции не может направлять изменение природной популяции. Он лишь поставляет элементарный эволюционный материал для естественного отбора. Рecessивные мутации в гетерозиготном состоянии составляют скрытый резерв изменчивости, который может быть использован естественным отбором при изменении условий существования.

Комбинативная изменчивость возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов, унаследованных от родителей. Причинами комбинативной изменчивости являются: перекрест хромосом (рекомбинация); случайное расхожде-

ние гомологичных хромосом в мейозе; случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Волны жизни — периодические и непериодические колебания численности популяции как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения (рис. 7.1). Причинами популяционных волн могут быть: периодические изменения экологических факторов среды (сезонные колебания температуры, влажности и т.д.); непериодические изменения (природные катастрофы); заселение видом новых территорий (сопровождается резкой вспышкой численности).

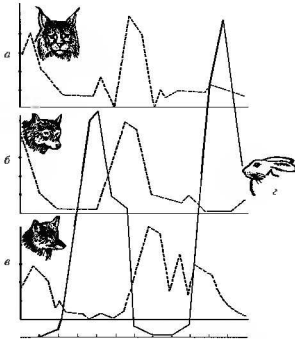


Рис. 7.1. Колебания численности особей в популяции хищников и жертв
а — рысь; б — волк; в — лисица, г — заяц-беляк

В качестве эволюционного фактора популяционные волны выступают в малочисленных популяциях, где возможно проявление дрейфа генов. **Дрейф генов** — случайное ненаправленное изменение частот аллелей и генотипов в популяциях. В малых популяциях действие случайных процессов приводит к заметным последствиям. Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической конституции могут

оставить или не оставить потомство, вследствие этого частоты некоторых аллелей могут значительно изменяться за одно или несколько поколений. Так, при резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов, пожара и т.д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Если в дальнейшем численность популяции восстановится за счет этих особей, то это приведет к случайному изменению частот аллелей в генофонде популяции. Таким образом, популяционные волны служат поставщиком эволюционного материала.

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных факторов, препятствующих свободному скрещиванию. Между образовавшимися популяциями прекращается обмен генетической информацией, в результате чего начальные различия генофондов этих популяций увеличиваются и закрепляются. Изолированные популяции могут подвергаться различным эволюционным изменениям, постепенно превращаться в разные виды.

Различают пространственную и биологическую изоляцию. *Пространственная (географическая) изоляция* связана с географическими препятствиями (водные преграды, горы, пустыни и др.), а для малоподвижных популяций и просто с большими расстояниями. *Биологическая изоляция* обусловлена невозможностью спаривания и оплодотворения (в связи с изменением сроков размножения, строения или других факторов, препятствующих скрещиванию), гибелью зигот (вследствие биохимических различий гамет), стерильностью потомства (в результате нарушения конъюгации хромосом при гаметогенезе).

Эволюционное значение изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Изменения частот генов и генотипов, вызванные рассмотренными выше факторами эволюции, носят случайный, ненаправленный характер. Направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

Естественный отбор — процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными для популяции признаками. Отбор действует в популяциях, его объектами являются фенотипы отдельных особей. Однако отбор по фенотипам является отбором генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а гены. В результате в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определенным свойством или качеством. Таким образом, естественный отбор — это процесс дифференциального (выборочного) воспроизводства генотипов.

Действию отбора подвергаются не только свойства, повышающие вероятность оставления потомства, но и признаки, которые не имеют прямого отношения к воспроизводству. В ряде случаев отбор может быть направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу (цветки растений и посещающие их насекомые). Так же могут возникать признаки, вредные для отдельной особи, но обеспечивающие выживание вида в целом (ужалившая пчела гибнет, но, нападая на врага, она сохраняет семью). В целом отбор играет творческую роль в природе, поскольку из ненаправленных наследственных изменений закрепляются те, которые могут привести к образованию новых групп особей, более совершенных в данных условиях существования.

Различают три основные формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий и разрывающий (дизруптивный) (рис. 7.2).

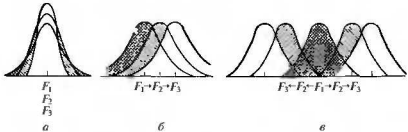


Рис. 7.2. Формы естественного отбора:
а — стабилизирующий, *б* — движущий, *в* — разрывающий (дизруптивный).
 F_1 , F_2 , F_3 — первое, второе, третье поколения соответственно;
 штриховка — вымирающие варианты

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к меньшей изменчивости средней величины признака. Действует при относительно постоянных условиях окружающей среды, т.е. пока сохраняются условия, повлекшие образование того или иного признака (свойства). Например, сохранение у насекомоопыляемых растений размеров и формы цветка, так как цветки должны соответствовать размерам тела насекомого-опылителя. Сохранение реликтовых видов.

Движущий отбор направлен на сохранение мутаций, изменяющих среднюю величину признака. Возникает при изменении условий окружающей среды. Особи популяции имеют некоторые отличия по генотипу и фенотипу, и при длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от нормы. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления

к новым условиям существования. Например, возникновение у насекомых и грызунов устойчивости к ядохимикатам, у микроорганизмов — к антибиотикам. Или индустриальный меланизм, например, потемнение окраски бабочки березовой пяденицы в развитых индустриальных районах Англии. В этих районах кора деревьев становится темной из-за исчезновения лишайников, чувствительных к загрязнению атмосферы, а темные бабочки, менее заметны на стволах деревьев.

Разрывающий (дизруптивный) отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к наибольшему отклонению от средней величины признака. Разрывающий отбор проявляется в том случае, если условия среды изменяются так, что преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от нормы. В результате разрывающего отбора формируется полиморфизм популяции, т.е. наличие нескольких, различающихся по какому-либо признаку групп. Например, при частых сильных ветрах на океанических островах сохраняются насекомые либо с хорошо развитыми крыльями, либо с рудиментарными.

7.1.2.4. Видообразование

Завершающий этап микроэволюции — образование из изолированных популяций новых видов. Между особями разных популяций внутри вида возможен процесс скрещивания и образования плодовитого потомства. Пока осуществляется поток генов между популяциями внутри вида, видовой генофонд является единой системой. Однако в результате изоляции популяций скрещивание между ними прекращается, обмена наследственной информацией не происходит и популяции становятся самостоятельными генетическими системами (рис. 7.3).

В ходе видообразования осуществляются в основном два процесса: возникновение адаптаций в ответ на изменение условий среды и обособление на основе изоляции новых видов.

Различают два основных пути видообразования: аллопатрическое и симпатрическое.

Аллопатрическое (географическое) видообразование связано с пространственной изоляцией популяций. Пространственная изоляция происходит либо в результате миграции группы особей за пределы ареала исходного вида, либо при разграничении ареала какими-либо преградами (реками, горами и т.п.). В обоих случаях происходит нарушение панмиксии между группами и разобщение генофондов. С те-

чением времени различия между популяциями увеличиваются и они превращаются в самостоятельные виды.

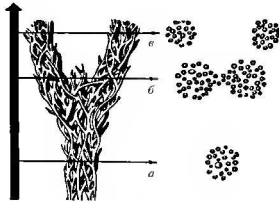


Рис. 7.3. Схема видообразования (каждая отдельная веточка представляет популяцию):

а — уровень исходного единого вида; *б* — момент незавершенного разделения видов; *в* — два новых вида

Симпатрическое видообразование связано с биологической изоляцией популяций. Оно осуществляется в пределах ареала исходного вида из популяций с перекрывающимися или совпадающими ареалами. Можно выделить несколько направлений симпатрического видообразования:

- 1) путем *полиплоидии* (например, в роде табака исходное число хромосом индивидов равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами);
- 2) путем *гибридизации* с последующим удвоением хромосом (например межвидовые гибриды растений: рябино-кизильник, некоторые виды малины и др.);
- 3) путем *сезонной изоляции* (например, форель оз. Севан по срокам размножения образует озимую и яровую расы).

7.1.3. Макроэволюция

Макроэволюция — эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В ее основе лежат те же эволюционные факторы, что и в основе микроэволюции.

7.1.3.1. Дивергенция и конвергенция

Важными процессами макроэволюции являются дивергенция и конвергенция.

Дивергенция — расхождение признаков в ходе эволюции у родственных групп, развивающихся в разнородных условиях. Она приводит к разделению вида на популяции, рода на виды, семейства на роды и т.д. (рис. 7.4). Дивергенция увеличивает разнообразие форм жизни. В результате дивергенции формируются так называемые *гомологичные органы*, которые имеют единое происхождение независимо от выполняемых функций. Например, конечности позвоночных (рис. 7.5), видоизменения корня, стебля и листьев у растений.

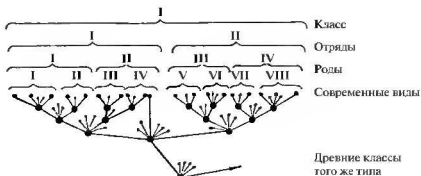


Рис. 7.4. Дивергенция

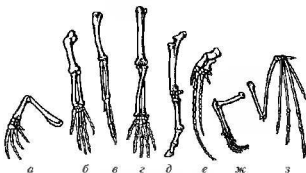


Рис. 7.5. Гомология передних конечностей позвоночных.
а — лягушка; б — ящерица, в — птица, г — обезьяна,
д — лошадь, е — кит; ж — кошка; з — летучая мышь

Конвергенция — сходство признаков в ходе эволюции у неродственных групп, развивающихся в схожих условиях. Например, акулы, ихтиозавры и дельфины имеют внешнее сходство, но принадлежат к разным систематическим группам: рыбам, пресмыкающимся и млекопитающим соответственно (рис. 7.6). В результате конвергенции образуются *аналогичные органы*, которые выполняют одинаковые функции и имеют внешнее сходство, но различаются по происхождению. Например, жабры рака и рыбы, крыло птицы и бабочки, роющие конечности крота и медведки.

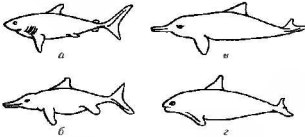


Рис. 7.6. Конвергенция формы тела и плавников у неродственных быстро плавающих животных:
а — акула, б — ихтиозавр, в — дельфин; г — касатка

7.1.3.2. Главные направления эволюции

Отечественные ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен установили главные направления эволюции (биологический прогресс и биологический регресс) и главные пути эволюции (ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации относят к биологическому регрессу).

Биологический прогресс — увеличение численности особей данной систематической группы, расширение ареала, расширение видового разнообразия внутри группы (популяций и подвидов внутри вида, видов в роду и т.п.). Биологический прогресс означает победу вида или дру-



Алексей Николаевич Северцов (1866—1936) — отечественный эволюционист. Основоположник эволюционной морфологии животных. Автор теории биологического прогресса и регресса



Иван Иванович Шмалыгаузен (1884—1963) — отечественный эволюционист. Занимался вопросами целостности организма и механизмов ее поддержания в индивидуальном и историческом развитии. Разработал теорию стабилизирующего отбора

и пресмыкающихся. Регрессирующим является род выхухолей, семейство гинкговых и др.

Деятельность человека служит мощным фактором биологического прогресса одних видов (одомашненных животных, культурных растений, сорняков, вредителей и паразитов, болезнетворных микробов), и биологического регресса других видов (сокращается численность и сужается ареал соболя, на грани вымирания находится уссурийский тигр). Причина их вымирания заключается в том, что под влиянием хозяйственной деятельности человека среда обитания живых существ изменяется значительно быстрее, чем формируются приспособления.

7.1.3.3. Главные пути эволюции

Существуют три основных пути биологического прогресса: ароморфозы, идиоадаптации и общая дегенерация.

Ароморфозы (арогенез) — крупные эволюционные изменения, ведущие к подъему уровня биологической организации, увеличению интенсивности процессов жизнедеятельности. Ароморфоз не является узким приспособлением к конкретным условиям среды. Это развитие у группы организмов принципиально новых признаков и свойств, по-

гой систематической группы в борьбе за существование. Биологический прогресс является следствием высокой приспособленности организмов к условиям окружающей среды. В настоящее время прогрессируют многие группы насекомых, костистых рыб, цветковых растений и др.

Биологический регресс — уменьшение численности особей данной систематической группы, сужение ареала, сокращение видового разнообразия внутри группы. Биологический регресс означает отставание вида или другой систематической группы в темпах эволюции от скорости изменений условий окружающей среды. Биологический регресс может привести к вымиранию группы. Исчезли древовидные плауны и хвощи, древние папоротники, большинство древних земноводных

зволюющих ей перейти в другую адаптивную зону. Примеры ароморфозов: появление автотрофного питания, аэробного дыхания, эукариотических клеток, полового размножения и т.д.

Идиоадаптации (аллогенез) — мелкие эволюционные изменения, приспособления к определенным условиям среды обитания без подъема уровня биологической организации. Например, возникновение цветка — ароморфоз, количество лепестков и их окраска — идиоадаптации. Идиоадаптации к узким, ограниченным условиям среды приводят к специализации группы (термофильные бактерии, живущие в горячих источниках; специализация некоторых растений к определенным опылителям и др.). Специализация при быстром изменении условий среды может привести к вымиранию (мезозойские ящеры).

Общая дегенерация (катагенез) — эволюционные изменения, ведущие к упрощению организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования. Дегенерации, как правило, происходят при переходе к сидячему или паразитическому образу жизни, когда органы, потерявшие биологическое значение, исчезают (у ленточных червей утрачены некоторые органы чувств, пищеварительная система; у повилики — атрофия корней и листьев).

В процессе филогенеза происходит смена одного пути эволюции на другой (рис. 7.7). Новые, более высокоорганизованные группы живых организмов возникают путем ароморфоза и при этом часто переходят в новую среду обитания (например, выход животных на сушу). Далее эволюция продолжается путем идиоадаптации, иногда дегенерации. Ароморфозы происходят значительно реже, чем идиоадаптации.

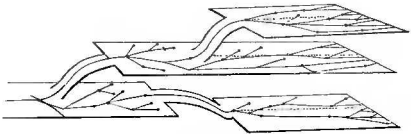


Рис. 7.7. Главные пути эволюции: восходящие ленты — ароморфозы; горизонтальные плоскости — идиоадаптации; снижающаяся плоскость — общая дегенерация

7.2. Развитие органического мира

7.2.1. Доказательства эволюции органического мира

Доказательства эволюции — свидетельства общности происхождения всех организмов от единых предков, изменчивости видов и возникновения одних видов от других.

Доказательства эволюции подразделяют на группы.

1. **Цитологические.** Все организмы (кроме вирусов) состоят из клеток, которые имеют общее строение и функции.

2. **Биохимические.** Все организмы состоят из одинаковых химических веществ: белков, нуклеиновых кислот и т.д.

3. **Сравнительно-анатомические:**

единство строения организмов в пределах типа, класса, рода и т.д. Например, для всех представителей класса млекопитающих характерны высокоразвитая кора больших полушарий переднего мозга, внутриутробное развитие, выкармливание детенышей молоком, волосая покров, четырехкамерное сердце и полное разделение артериальной и венозной крови, теплокровность, легкие альвеолярного строения;

гомологичные органы — органы, имеющие единое происхождение независимо от выполняемых функций. Например, конечности позвоночных, видоизменения корня, стебля и листьев у растений;

рудименты — остатки имевшихся у предков органов (признаков). Например, человек имеет такие рудименты, как копчик, червеобразный отросток (аппендикс), третье веко, зубы мудрости, мышцы, двигающие ушную раковину, и др.;

атавизмы — внезапное появление у отдельных особей органов (признаков) их предков. Например, рождение людей с хвостом, густым волосатым покровом тела, дополнительными сосками, сильно развитыми клыками и др.

4. **Эмбриологические доказательства.** К ним относят: сходство гаметогенеза, наличие в развитии одноклеточной стадии — зиготы; сходство зародышей на ранних этапах развития; связь между онтогенезом и филогенезом.

Зародыши организмов многих систематических групп сходны между собой, причем, чем ближе организмы, тем до более поздней стадии развития зародыша сохраняется это сходство (рис. 7.8). На основе этих наблюдений Э. Геккель и Ф. Мюллер сформулировали *биогенетический закон* — каждая особь на ранних стадиях онтогенеза повторяет некоторые основные черты строения своих предков. Таким образом, онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое повторение филогенеза (эволюционного развития).

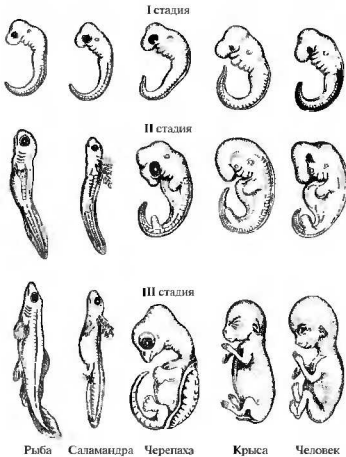


Рис. 7.8. Сходство начальных стадий эмбрионального развития позвоночных

5. Палеонтологические доказательства. На основе находок ископаемых форм в отложениях горных пород можно проследить историческое развитие живой природы. К палеонтологическим доказательствам эволюции относятся ископаемые переходные формы или установленные филогенетические ряды между многими систематическими группами:

переходные формы — организмы, являвшиеся переходными между типами, классами и т.д. Например, стегоцефал — переходная форма между рыбами и земноводными, археоптерикс — переходная форма

между пресмыкающимися и птицами, зверозубые рептилии — переходная форма между пресмыкающимися и млекопитающими (рис. 7.9);

филогенетические ряды — последовательности предков. Например, обнаружены останки эволюционного ряда лошади (рис. 7.10).

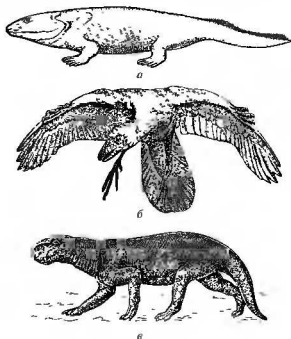


Рис. 7.9. Примеры вымерших переходных форм:

а — стегоцефал (переходная форма от рыб к земноводным); б — археоптерикс (переходная форма от пресмыкающихся к птицам); в — звероподобная рептилия (переходная форма от пресмыкающихся к млекопитающим)

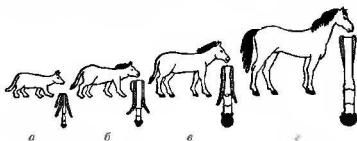


Рис. 7.10. Филогенетический ряд лошади:

а — зогиппус; б — меригиппус, в — гиппарион, г — современная лошадь.

6. Реликтовые доказательства. В настоящее время существуют потомки переходных форм (рис. 7.11), например, кистеперая рыба латимерия — потомок переходной формы между рыбами и земноводными; гаттерия — потомок переходной формы между земноводными и пресмыкающимися; утконос — потомок переходной формы между пресмыкающимися и млекопитающими.

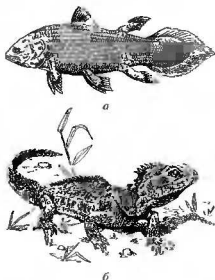


Рис. 7.11. Реликтовые формы, живущие в настоящее время: *а* — кистеперая рыба латимерия (потомок переходной формы между рыбами и земноводными); *б* — гаттерия (потомок переходной формы между земноводными и пресмыкающимися)

7. Биогеографические доказательства. Сходство и различие организмов, обитающих в разных биогеографических зонах. Например, сумчатые млекопитающие сохранились только в Австралии.

7.2.2. Происхождение жизни

Развитие взглядов на происхождение жизни. С глубокой древности и по сей день человечество ищет ответ на вопрос о происхождении жизни на Земле. Ранее считали, что возможно самозарождение жизни из неживой материи. По мнению ученых Средневековья, рыбы могли зарождаться из ила, черви — из почвы, мыши — из грязных тряпок, мухи — из гнилого



Луи Пастер (1822—1895) — французский микробиолог и химик. Основположник микробиологии. Открыл анаэробные бактерии.

Исследовал проблему возможности зарождения жизни. Предложил прививки против бешенства, сибирской язвы, а также пастеризацию (нагревание до 70°C) как способ уничтожения живых бактерий (но не их спор) для сохранения продуктов

мяса. В XVII в. итальянский ученый Ф. Реди провел оригинальный эксперимент: он поместил кусочки мяса в стеклянные сосуды, часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Личинки мух появились только в открытых сосудах (рис. 7.12). В середине XIX в. французский микробиолог Л. Пастер поместил простерилизованный бульон в колбу с длинным узким горлышком S-образной формы. Бактерии и другие находящиеся в воздухе организмы оседали под действием силы тяжести в нижней изогнутой части горлышка и не достигали бульона, тогда как воздух поступал в саму колбу (рис. 7.13).

Эти и другие сходные опыты убедительно доказывали, что в современную эпоху живые организмы происходят только от других живых организмов. Невозможность самозарождения жизни из неживого назвали принципом Реди. В результате закономерен вопрос о происхождении первых живых организмов.

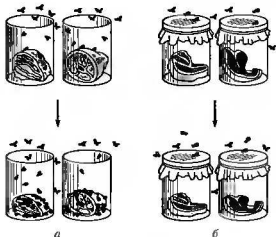


Рис. 7.12. Эксперимент Ф. Реди:

а — банки открыты, *б* — банки закрыты от мух, но пропускают воздух

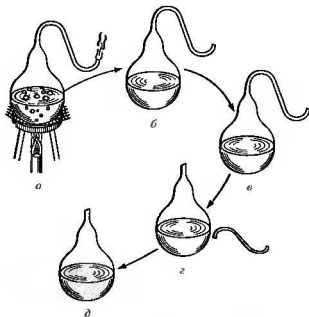


Рис. 7.13. Эксперимент Л. Пастера.

а — кипячение бульона, *б* — сосуд оставлен на один год, *в* — микроорганизмов нет, *г* — удалено S-образное горлышко; *д* — появление микроорганизмов

Многообразие подходов к вопросу о происхождении жизни. По вопросу происхождения жизни так же, как и по вопросу о сущности жизни, среди ученых нет единого мнения. Существует несколько подходов к решению вопроса о происхождении жизни, которые тесно переплетаются между собой. Классифицировать их можно следующим образом.

1) по принципу, что идея, разум первичны, а материя вторична (*идеалистические гипотезы*) или материя первична, а идея, разум вторичны (*материалистические гипотезы*);

2) по принципу, что жизнь существовала всегда и будет существовать вечно (*гипотезы стационарного состояния*) или жизнь возникает на определенном этапе развития мира;

3) по принципу, что живое только от живого (*гипотезы биогенеза*) или возможно самозарождение живого из неживого (*гипотезы абиогенеза*);

4) по принципу, что жизнь возникла на Земле или была занесена из космоса (*гипотезы панспермии*).

Рассмотрим наиболее значимые из гипотез.

Креационизм. Согласно этой гипотезе жизнь была создана Творцом. Творец — это Бог, Идея, Высший разум или др.

Гипотеза стационарного состояния. Жизнь, как и сама Вселенная, существовала всегда и будет существовать вечно, ибо не имеющее начала не имеет и конца. Вместе с тем существование отдельных тел и образований (звезд, планет, организмов) ограничено во времени: они возникают, рождаются и погибают. В настоящее время эта гипотеза имеет в основном историческое значение, так как общепризнанной является «теория Большого взрыва», согласно которой Вселенная существует ограниченное время; она образовалась из одной точки около 15 млрд лет назад.

Гипотеза панспермии. Жизнь была занесена на Землю из космоса и прижилась здесь после того, как на Земле сложились благоприятные для этого условия. Это предположение высказал немецкий ученый Г. Рихтер в 1865 г., окончательно сформулировал шведский ученый С. Аррениус в 1895 г. С метеоритами и космической пылью на Землю могли попасть споры бактерий, которые в значительной степени устойчивы к радиации, вакууму, низким температурам. Решение вопроса о том, как возникла жизнь в космосе в силу объективных трудностей отодвигается на неопределенное время. Она могла быть создана Творцом, существовать всегда или возникнуть из неживой материи. В последнее время среди ученых появляется все больше сторонников гипотезы панспермии.

Гипотеза абиогенеза (самозарождения живого из неживого и последующей биохимической эволюции). В 1924 г. русский биохимик А. И. Опарин, а позднее в 1929 г. английский ученый Дж. Холдейн высказали предположение, что живое возникло на Земле из неживой материи в результате химической эволюции — сложных химических преобразований молекул. Этому событию благоприятствовали сложившиеся в то время на Земле условия.

Согласно этой гипотезе в процессе становления жизни на Земле можно выделить четыре этапа:

1) синтез низкомолекулярных органических соединений из газов первичной атмосферы;

2) полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот;

3) образование фазово-обособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами;

4) возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, осуществляющим пере-

дачу дочерним клеткам всех химических и метаболических свойств родительских клеток.

Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, с четвертого — начинается биологическая эволюция.

Представления о возможности химической эволюции вещества подтверждены рядом модельных экспериментов. В 1953 г. американский химик С. Миллер и физик Г. Юри в лабораторных условиях имитировали состав первичной атмосферы Земли, состоявшей из метана, аммиака и паров воды, и, воздействуя на нее искровым разрядом, получили простые органические вещества — аминокислоты глицин, аланин и др. (рис. 7.14). Тем самым была доказана принципиальная возможность абиогенного синтеза органических соединений (но не живых организмов) из неорганических веществ.

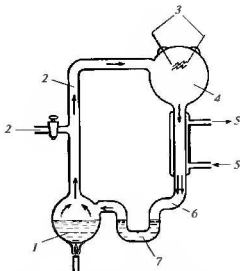


Рис. 7.14. Аппарат Миллера:

1 — кипящая вода, 2 — трубка для удаления воздуха и введения газовой смеси, 3 — электроды, 4 — камера для искровых разрядов, содержащая смесь газов (CH_4 , NH_3 , H_2O , H_2); 5 — охлаждающее устройство (конденсатор); 6 — ловушка, 7 — охлажденная вода, содержащая органические вещества

Таким образом, органические вещества могли создаваться в первичном океане из простых неорганических соединений. В результате накопления в океане органических веществ образовался так называемый «первичный бульон». Затем, объединяясь, белки и другие органические молекулы образовали капли коацерватов, которые служили прообразом

клеток. Капли коацерватов подвергались естественному отбору и эволюционировали. Первые организмы были гетеротрофными. По мере расходования запасов «первичного бульона» возникли автотрофы.

Следует отметить, что с точки зрения теории вероятности, вероятность синтеза сверхсложных биомолекул при условии случайных соединений их составных частей крайне низка.

В.И. Вернадский о происхождении и сущности жизни и биосферы. В.И. Вернадский изложил свои взгляды о происхождении жизни в следующих тезисах.

1. Начала жизни в том космосе, который мы наблюдаем, не было, поскольку не было начала этого космоса. Жизнь вечна, поскольку вечен космос, и всегда передавалась путем биогенеза.

2. Жизнь, извечно присущая Вселенной, явилась новой на Земле, ее зародыши приносились извне постоянно, но укрепились на Земле лишь при благоприятных для этого возможностях.

3. Жизнь на Земле была всегда. Время существования планеты — это лишь время существования на ней жизни. Жизнь геологически (планетарно) вечна. Возраст планеты неопределим.

4. Жизнь никогда не была чем-то случайным, ютящимся в каких-то отдельных оазисах. Она была распространена всюду и всегда живое вещество существовало в образе биосферы.

5. Древнейшие формы жизни — дробянки — способны выполнять все функции в биосфере. Значит, возможна биосфера, состоящая из одних прокариот. Вероятно, что такова она и была в прошлом.

6. Живое вещество не могло произойти от косного. Между этими двумя состояниями материи нет никаких промежуточных ступеней. Напротив, в результате воздействия жизни происходила эволюция земной коры.

Таким образом, необходимо признать, что к настоящему времени ни одна из существующих гипотез о происхождении жизни прямыми доказательствами не располагает, и у современной науки нет однозначного ответа на вопрос о происхождении жизни.

7.2.3. Краткая история развития органического мира

Возраст Земли около 4,6 млрд лет. Жизнь на Земле возникла в океане более 3,5 млрд лет назад.

Краткая история развития органического мира приведена в табл. 7.2. Филогенез основных групп организмов отражен на рис. 7.15. Органический мир былых эпох воссоздан на рис. 7.16—7.21.

Таблица 7.2

Геохронологическая шкала и история развития живых организмов

Эра, возраст, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Климат и геологические процессы	Мир животных	Мир растений	Важнейшие ароморфозы
Кайнозойская, 66	Антропоген, 1,5	Неоднократные смены потеплений и похолоданий. Крупные оледенения в средних широтах Северного полушария	Современный животный мир. Эволюция и господство человека	Современный растительный мир	Интенсивное развитие коры головного мозга; прямохождение
	Неоген, 23,0 Палеоген, 41±2	Равномерный теплый климат. Интенсивное горообразование. Движение материков, обособляются Черное, Каспийское, Средиземное моря	Доминируют млекопитающие, птицы, насекомые; появляются негры приматы (лемуры, долготопы), позднее парапитеки и трилопитеки; исчезают многие группы пресмыкающихся, голотовитых моллюсков	Широко распространяются цветковые растения, особенно травянистые; сокращается флора голосеменных	
Мезозойская, 240	Меловой (мел), 70	Похолодание климата, увеличение площади Мирового океана	Преобладают костистые рыбы, перелетцы, мелкие млекопитающие; появляются и распространяются плацентарные млекопитающие и современные птицы, вымирают гигантские пресмыкающиеся	Появляются и начинают доминировать покрытосеменные; сокращаются папоротники и голосеменные	Возникновение цветка и плода. Появление матки
	Юрский (юра), 60	Вначале влажный климат сменяется засушливым на экваторе	Господствуют гигантские пресмыкающиеся, костистые рыбы, насекомые, головоногие моллюски, появляются	Осуществляют современные голозерные; вымирают древние	

Продолжение

Эра, возраст, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Климат и геологические процессы	Мир животных	Мир растений	Важнейшие ароморфозы
Мезозойская, 240	Триасовый (триас), 35±5	Ослабление климатической зональности. Начало движения материков	археоптерикс; вымирают древние хрящевые рыбы	голосеменные	
			Преобладают земноводные, головоногие моллюски, травоядные и хищные пресмыкающиеся; появляются костистые рыбы, яйцекладущие и сумчатые млекопитающие	Преобладают древние голосеменные; появляются современные голосеменные; вымирают семенные папоротники	Появление чешуйчатых камерного сердца; полное разделение артериального и венозного кровотока; появление теплокровности; появление молочных желез
Палеозойская, 570	Пермский (пермь), 50±10	Резкая зональность климата, завершение горообразовательных процессов	Господствуют морские беспозвоночные, акулы; быстро развиваются пресмыкающиеся и насекомые; возникают зверозубые и травоядные пресмыкающиеся; вымирают стегоцефалы и трилобиты	Богатая флора семенных и травянистых папоротников; появляются древние голосеменные; вымирают древовидные хвощи, плауны и папоротники	Образование пыльцевой трубки и семени
	Карбонский (карбон), 65±10	Распространение лесных болот. Равномерно влажный те-	Доминируют земноводные, моллюски, акулы, двоякодышащие рыбы, появляются и	Обилие древовидных	Появление вутреннего оплодотворения; по-

Эра, возраст, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Климат и геологические процессы	Мир животных	Мир растений	Важнейшие ароморфозы
		Плыв климат сменяется в конце периода засушливым	быстро развиваются крылатые формы насекомых, пауки, скорпионы; возникают первые пресмыкающиеся; заметно уменьшаются трилобиты и стегоцефалы	папоротники, кообразных, образующих «каменноголовые» леса», возникают семенные папоротники, исчезают псилофиты	явление плотных оболочек яйца; ороговение кожи
	Девонский (девуон), 55	Смена сухих и дождливых сезонов, оледенение на территории современных Южной Африки и Америки	Преобладают панцирные, моллюски, трилобиты, кораллы; появляются кистеперые двоякодышащие и лучеперые рыбы, стегоцефалы	Богатая флора псилофитов, появляются мхи, папоротниковидные, грибы	Расчленение тела растений на органы; преобразование плавающих в наземные конечности; появление органов воздушного дыхания
	Силурийский (силур), 35	В начале сухой, затем влажный климат, горообразование	Богатая фауна трилобитов, моллюсков, ракообразных, кораллов; появляются панцирные рыбы, первые наземные беспозвоночные: многоножки, скорпионы, бескрылые насекомые	Обилие водорослей; растения выходят на сушу — появляются псилофиты	Дифференциация тела растений на ткани, разделение тела животных на отделы, образование чешуи и поясов конечностей у позвоночных

Окончание

Эра, возраст, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Климат и геологические процессы	Мир животных	Мир растений	Важнейшие арморфы
Палеозойская, 570	Ордовикский (ордовик), 55±10 Кембрийский (кембрий), 80±20	Оледенение сменяется умеренно влажным, потом сухим климатом. Большая часть суши занята морем, горообразование	Преобладают губки, кишечнополостные, черви, иглокожие, трилобиты; появляются бесчлустные позвоночные (щитковые), моллюски	Прощегаение всех отделов водорослей	
Протерозойская, 2 600		Поверхность планеты — голая пустыня. Частые оледенения, активное образование горных пород	Широко распространены простейшие; появляются все типы беспозвоночных, иглокожих; первичные хордовые — подтип Бесчерепные	Широко распространены простейшие бактерии, синезеленые и зеленые водоросли; появляются красные водоросли	Появление двусторонней симметрии
Архейская, 3 500 (3 800)		Активная вулканическая деятельность. Анаэробные условия жизни в мелководье	Возникновение жизни, прокариоты (бактерии, синезеленые водоросли), эукариоты (зеленые водоросли, простейшие), примитивные многоклеточные		Появление фотосинтеза, азотобного дыхания, эукариотических клеток, полового процесса, многоклеточности

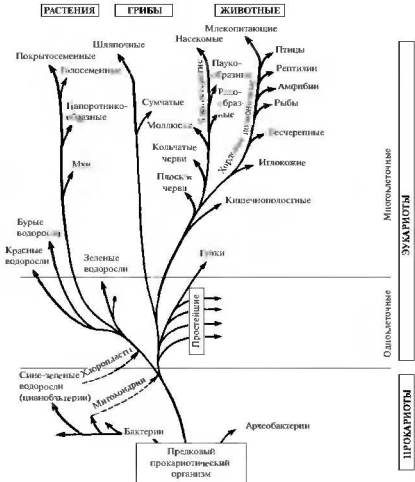


Рис. 7.15. Филогенез основных групп организмов

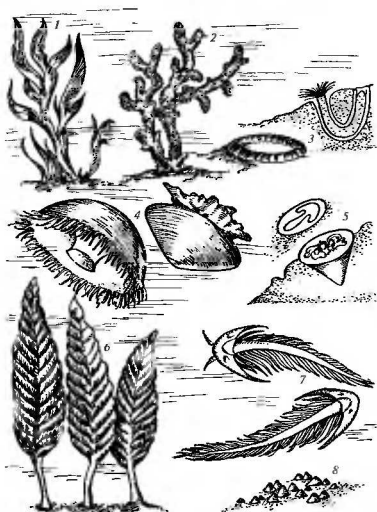


Рис. 7.16. Органический мир позднего протерозоя.

1 — водоросли; 2 — губки; 3 — кольчатые черви; 4 — медузы; 5 — иглокожие; 6 — восьмилучевые кораллы; 7 — членистоногие; 8 — строматолиты (продукты жизнедеятельности сине-зеленых водорослей)

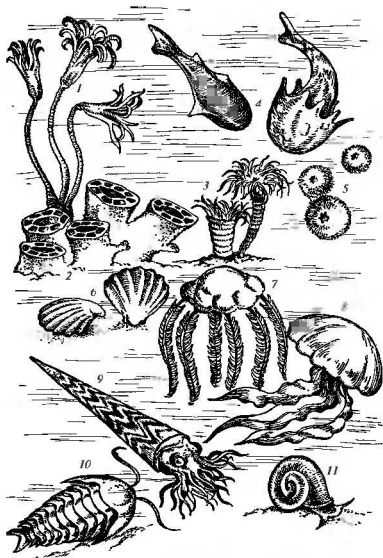


Рис. 7.17. Органический мир раннего палеозоя:
 1 — морские лилии; 2 — археоциты; 3 — одиночные четырехлучевые кораллы (ругозы); 4 — бесчелостные рыбообразные; 5 — цистоидеи;
 6 — брахиоподы; 7 — граптолит; 8 — медузы; 9 — головоногий моллюск; 10 — трилобит; 11 — брюхоногий моллюск

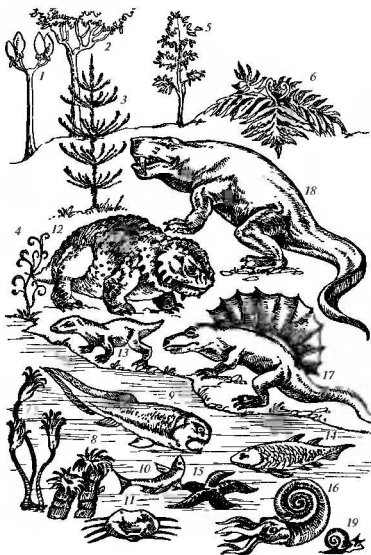


Рис. 7.18. Органический мир позднего палеозоя:

- 1 — сифиллярия; 2 — лепидодендрон, 3 — каламиты; 4 — псилофит; 5 — кордаит; 6 — папоротник, 7 — морские лилии, 8 — одиночные и колониальные кораллы (ругозы), 9 — панцирная рыба, 10 — брахиопода, 11 — хрящевая рыба; 12 — скutoзвр, 13 — земноводное, 14 — кистеперая рыба; 15 — морская звезда, 16 — головоногий моллюск, 17 — диметродон, 18 — иностранцевия, 19 — брюхоногий моллюск



Рис. 7.19. Органический мир мезозоя

1 — беннеттитовое; 2 — цикадовое; 3 — папоротник; 4 — гинкго, 5 — хвойное; 6 — шестилучевые кораллы; 7 — аммонит; 8 — рамфоринг; 9 — двустворчатые моллюски; 10 — брюхоногие; 11 — белемнит; 12 — трицератопс; 13 — птеронодон; 14 — стегозавр; 15 — плезиозавр; 16 — диплодок; 17 — ихтиозавр; 18 — археоптерикс; 19 — тиранозавр

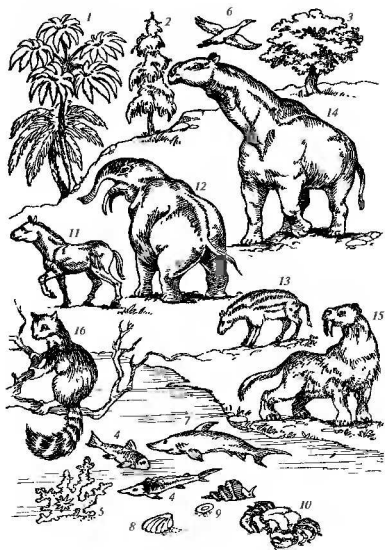


Рис. 7.20. Органический мир палеогена и неогена:

1 — пальмы; 2 — хвойное; 3 — дуб; 4 — костистые рыбы; 5 — шестилучевые кораллы; 6 — птица; 7 — хрящевая рыба (акула); 8 — двустворчатые моллюски, 9 — брюхоногие моллюски, 10 — краб; 11 — гиппарион; 12 — динотерий; 13 — эогиппус; 14 — индрикотерий; 15 — саблезубый тигр; 16 — лемур



Рис. 7.21. Органический мир антропогена:

1 — береза; 2 — ель; 3 — сосна; 4 — кит; 5 — кальмар; 6 — брюхоногие и двусторчатые моллюски; 7 — рыба; 8 — дельфин; 9 — птица; 10 — большерогий олень; 11 — мамонт; 12 — носорог; 13 — пещерный медведь; 14 — человек

Историю развития жизни на Земле изучают по ископаемым останкам организмов или следам их жизнедеятельности. Они встречаются в горных породах разного возраста.

Геохронологическая шкала истории развития органического мира Земли включает эры и периоды (см. табл. 7.2). Выделяют следующие эры: архейская (архей) — эра древнейшей жизни, протерозойская (протерозой) — эра первичной жизни, палеозойская (палеозой) — эра древней жизни, мезозойская (мезозой) — эра средней жизни, кайнозойская (кайнозой) — эра новой жизни. Названия периодов образованы либо от названий местностей, где впервые были найдены соответствующие отложения (город Пермь, графство Девон), либо от происходивших в то время процессов (в угольный период — карбон — происходила закладка отложений каменного угля, в меловой — мел и т.д.).

Архейская эра (эра древнейшей жизни: 3500 (3800–2600 млн лет назад). Первые живые организмы на Земле появились по разным данным 3,8–3,2 млрд лет назад. Это были *прокариотические гетеротрофные анаэробы* (доядерные, питающиеся готовыми органическими веществами, не нуждающиеся в кислороде). Они жили в первичном океане и питались растворенными в его воде органическими веществами, созданными абиогенно из неорганических веществ под действием энергии ультрафиолетовых лучей Солнца и грозových разрядов.

Атмосфера Земли состояла преимущественно из CO_2 , CO , H_2 , N_2 , водяных паров, небольших количеств NH_3 , H_2S , CH_4 и почти не содержала свободного кислорода O_2 . Отсутствие свободного кислорода обеспечило возможность накопления в океане абиогенно созданных органических веществ, в противном случае они сразу же расщеплялись бы кислородом.

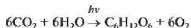
Первые гетеротрофы осуществляли окисление органических веществ анаэробно — без участия кислорода путем брожения. При брожении органические вещества расщепляются не полностью, и энергии образуется немного. По этой причине эволюция на ранних этапах развития жизни шла очень медленно.

С течением времени гетеротрофы сильно размножились и им стало не хватать абиогенно созданного органического вещества. Тогда возникли *прокариотические автотрофные анаэробы*. Они могли синтезировать органические вещества из неорганических самостоятельно сначала посредством хемосинтеза, а затем — фотосинтеза.

Первым был *фотосинтез анаэробный*, который не сопровождался выделением кислорода:



Затем появился *фотосинтез аэробный*:



Аэробный фотосинтез был характерен для существ, похожих на современных цианобактерий.

Выделяющийся при фотосинтезе свободный кислород стал окислять растворенные в воде океана двухвалентное железо, соединения серы и марганца. Эти вещества превращались в нерастворимые формы и оседали на дне океана, где образовали залежи железных, серных и марганцевых руд, которые в настоящее время использует человек.

Окисление растворенных в океане веществ происходило в течение сотен миллионов лет, и только когда их запасы в океане были исчерпаны, кислород стал накапливаться в воде и диффундировать в атмосферу.

Необходимо отметить, что обязательным условием накопления в океане и атмосфере кислорода было погребение некоторой части синтезированного организмами органического вещества на дне океана. В противном случае, если бы вся органика расщеплялась с участием кислорода, его излишков не оставалось бы и кислород не смог бы накапливаться. Неразложившиеся тела организмов оседали на дне океана, где образовали залежи ископаемого топлива — нефти и газа.

Накопление в океане свободного кислорода сделало возможным появление *автотрофных* и *гетеротрофных аэробов*. Это произошло когда концентрация O_2 в атмосфере достигла 1% от современного уровня (а он равен 21%).

При аэробном окислении (дыхании) органические вещества расщепляются до конечных продуктов — CO_2 и H_2O и образуется в 18 раз больше энергии, чем при бескислородном окислении (брожении):



Поскольку при аэробных процессах стало выделяться намного больше энергии, эволюция организмов значительно ускорилась.

В результате симбиоза различных прокариотических клеток появились первые *эукариоты* (ядерные).

В результате эволюции эукариот возник *половой процесс* — обмен организмами генетическим материалом — ДНК. Благодаря половому процессу эволюция пошла еще быстрее, поскольку к мутационной изменчивости добавилась комбинативная.

Сначала эукариоты были одноклеточными, а затем появились первые *многоклеточные* организмы. Переход к многоклеточности у растений, животных и грибов произошел независимо друг от друга.

Многоклеточные организмы получили ряд преимуществ по сравнению с одноклеточными:

1) большую продолжительность онтогенеза, так как в ходе индивидуального развития организма происходит замещение одних клеток другими;

2) многочисленное потомство, поскольку для размножения организма может выделить больше клеток;

3) значительные размеры и разнообразное строение тела, что обеспечивает большую устойчивость к внешним факторам среды за счет стабильности внутренней среды организма.

Ученые не имеют единого мнения по вопросу, когда возникли половой процесс и многоклеточность — в архейскую или протерозойскую эру.

Протерозойская эра (эра первичной жизни: 2600—570 млн лет назад). Появление многоклеточных еще более ускорило эволюцию и за относительно короткий период (в геологическом масштабе времени) появились различные виды живых организмов, приспособленные к разным условиям существования. Новые формы жизни занимали и формировали все новые экологические ниши в разных областях и глубинах океана. В породах возрастом 580 млн лет уже имеются отпечатки существ с твердыми скелетами и поэтому изучать эволюцию с этого периода гораздо легче. Твердые скелеты служат опорой для тел организмов и способствуют увеличению их размеров.

К концу протерозойской эры (570 млн лет назад) сложилась система продуценты-консументы и сформировался кислородно-углеродный биогеохимический круговорот веществ.

Палеозойская эра (эра древней жизни: 570—240 млн лет назад).

В первый период палеозойской эры — *кембрийский* (570—505 млн лет назад) — произошел так называемый «эволюционный взрыв»: за короткое время образовались почти все известные в настоящее время типы животных. Все предшествующее этому периоду эволюционное время получило название *докембрий*, или *криптозой* («эра скрытой жизни») — это $\frac{7}{8}$ истории Земли. Время после кембрия называли *фанерозоем* («эрой явной жизни»).

Так как кислорода образовывалось все больше, атмосфера постепенно приобретала окислительные свойства. Когда концентрация O_2 в атмосфере достигла 10% от современного уровня (на границе силура и девона), на высоте 20—25 км в атмосфере начал образовываться озоновый слой. Он формировался из молекул O_2 под действием энергии ультрафиолетовых лучей Солнца:



Молекулы озона (O_3) обладают способностью отражать ультрафиолетовые лучи. В результате озоновый экран стал защитой живых организмов от губительных для них в больших дозах ультрафиолетовых лучей. До этого защитой служила вода. Теперь жизнь получила возможность выйти из океана на сушу.

Выход живых существ на сушу начался в кембрийском периоде: первыми на нее вышли бактерии, а затем — грибы и низшие растения. В результате на суше образовалась почва и в *силурийский период* (435—400 млн лет назад) на суше появились первые сосудистые растения — псилофиты. Выход на сушу способствовал появлению у растений тканей (покровных, проводящих, механических и др.) и органов (корня, стебля, листьев). В результате появились высшие растения. Первыми сухопутными животными стали членистоногие, произошедшие от морских ракоскорпионов.

В это время в морской среде эволюционировали хордовые: от беспозвоночных хордовых произошли позвоночные рыбы, а в *девоне* от кистеперых рыб — амфибии. Они господствовали на суше 75 млн лет и были представлены очень крупными формами. В *пермский период*, когда климат стал холодней и засушливей, превосходство над амфибиями получили рептилии.

Мезозойская эра (эра средней жизни: 240—66 млн лет назад). В мезозойской эре — «эра динозавров» рептилии достигли своего расцвета (образовались их многочисленные формы) и упадка. В *триасе* появились крокодилы и черепахи, а от зверозубых рептилий произошел класс Млекопитающие. В течение всей мезозойской эры млекопитающие были мелкими и не были широко распространены. В конце *мелового периода* наступило похолодание и произошло массовое вымирание рептилий, окончательные причины которого до конца не выяснены. В меловом периоде появились покрытосеменные (цветковые).

Кайнозойская эра (эра новой жизни: 66 млн лет назад — настоящее время). В кайнозойской эре широко распространились млекопитающие, птицы, членистоногие, цветковые растения. Появился человек.

В настоящее время деятельность человека стала важным фактором развития биосферы.

7.3. Происхождение и эволюция человека

7.3.1. Происхождение человека

К. Линней, основатель первой классификации живых организмов, поместил человека в отряд приматов вместе с обезьянами и полуобезьянами. **Ж.Б. Ламарк**, автор первой теории эволюции, предположил, что человек произошел от древних обезьян, перешедших к прямохождению. **Ч. Дарвин** в книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) проанализировал обширные данные сравнительной анатомии, эмбриологии и систематики и распространил на человека основные положения эволюционной теории. В результате он обосновал идею родства человека и человекообразных обезьян, имевших общего предка, т.е. идею происхождения человека от «нижестоящей животной формы».

Человек занимает следующее положение в современной систематике живых организмов: тип Хордовые, подтип Позвоночные, класс Млекопитающие, подкласс Плацентарные, отряд Приматы, семейство Люди, род Человек, вид Человек разумный.

Как у хордовых, у человека на ранних этапах эмбрионального развития внутренний скелет представлен хордой, глотка имеет жаберные щели, нервная трубка развивается над хордой, кишечная трубка формируется под хордой, тело имеет двухстороннюю симметрию.

Как у позвоночных, у человека по мере развития хорда заменяется позвоночным столбом, формируется череп и челюстной аппарат, имеется пять отделов головного мозга, сердце располагается на брюшной стороне тела.

Как у млекопитающих, у человека имеются молочные, потовые и сальные железы, волосяной покров, диафрагма, четырехкамерное сердце, позвоночник разделен на пять отделов, хорошо развита кора головного мозга, внутриутробное развитие зародыша, теплокровность.

Как у плацентарных, у человека имеется матка, питание плода осуществляется через плаценту, зубы дифференцированы (на резцы, клыки и коренные).

Как у приматов, у человека передние конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), имеются ногти, одна пара сосков молочных желез, глаза расположены в одной плоскости, что обеспечивает объемное зрение, происходит замена молочных зубов.

У человека много общих признаков с человекообразными обезьянами: сходное строение мозгового и лицевого отделов черепа, хорошо развитые лобные доли головного мозга, слабо развитая обонятельная зона, большое число извилин коры больших полушарий, наличие аппендикса, исчезновение хвостового отдела позвоночника, развитие

мимических мышц; сходны резус-факторы и группы крови (AB0); наличие менструального цикла у самок; продолжительность беременности около девяти месяцев; сходство кариотипов; общие болезни и др.

Родство человека и животных подтверждается наличием у него рудиментов и атавизмов. *Рудименты* — недоразвитые органы, практически утратившие в процессе эволюции свои функции по сравнению с гомологичными органами предковых форм и находящиеся на стадии обратного развития (исчезновения). У человека насчитывают около 90 рудиментов, например копчик, червеобразный отросток (аппендикс), третье веко, зубы мудрости, мышцы,двигающие ушную раковину, и др. (рис. 7.22). *Атавизмы* — появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции. Например, рождение людей с хвостом, густым волосяным покровом тела, дополнительными сосками, сильно развитыми клыками и др. (рис. 7.23). Появление атавизмов свидетельствуют о том, что гены, ответственные за данный признак, сохраняются в процессе эволюции в генофонде, но их действие при нормальном онтогенезе блокировано. Рудименты встречаются практически у всех особей данного вида, а атавизмы являются отклонением от нормы.

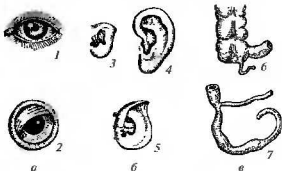


Рис. 7.22. Рудименты у человека.

а — третье веко, *1* — человека, *2* — птицы; *б* — ушная раковина: *3* — шестимесячного зародыша человека, *4* — взрослого человека; *5* — обезьяны; *в* — слепая кишка с червеобразным отростком: *б* — человека; *7* — копытного

Таким образом, доказательствами происхождения человека от «нижестоящей животной формы» являются пять групп фактов:

- 1) общие черты строения человека и животных;
- 2) сходство эмбрионального развития;
- 3) наличие у человека рудиментов и атавизмов;

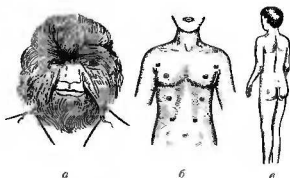


Рис. 7.23. Атавизмы у человека*

а — волосатый человек; *б* — многососковость у человека; *в* — хвостатый мальчик

- 4) сходство человека и человекообразных обезьян;
- 5) обнаруженные ископаемые предки человека.

В то же время существуют видовые признаки человека разумного, коренным образом отличающие его от других животных, в том числе от наиболее близких к нему человекообразных обезьян.

1. Высокая степень развития головного мозга. Масса головного мозга человека в 2—2,5 раза больше массы мозга человекообразных обезьян. В результате у человека мозговой отдел черепа значительно преобладает над лицевым. Особенное развитие получила кора переднего мозга с большим количеством борозд и извилин. Значительно развиты теменные, лобные и височные доли, где расположены важнейшие центры психики и речи. Развитие мозга привело к появлению абстрактного мышления, сознания и речи.

2. Прямохождение. Оно привело к ряду изменений в строении скелета (изгибы позвоночника, уплощенная грудная клетка, широкий таз, сводчатая стопа) и мускулатуры (сильное развитие мышц пояса нижних конечностей и самих нижних конечностей: ягодичных, икроножных и др.).

3. Значительное противопоставление первого пальца руки остальным. Это делает человеческую кисть прекрасным органом труда.

7.3.2. Этапы эволюции человека

Филогенетическое дерево человека разумного построено еще только в общих чертах. Основные этапы эволюции человека охарактеризованы в табл. 7.3 и на рис. 7.24.

Таблица 7.3

Основные этапы эволюции человека

Признак	Антропиды	Гоминиды				
	Дриопитек	Австрало-питековые (австралопитек)	Человек умелый	Древнейшие люди (питекантроп, синантроп)	Древние люди (неандерталец)	Новые люди (кроманьонец, современный человек)
Возраст, лет	18 млн	5 млн	2—3 млн	2 млн—200 тыс.	250—35 тыс.	50—40 тыс.
Внешний вид	Небольшие животные с округлым черепом, бинокулярным зрением, хорошо развитым головным мозгом; могут находиться в вертикальном положении	Масса до 50 кг, рост до 150 см, руки свободны, прямохождение	Фаланги пальцев сплюснуты, первый палец стопы не отведен в сторону	Рост около 160 см, массивный костяк, положение тела полусогнутое	Рост 155—165 см, коренастые люди, ходили несколько согнувшись	Рост около 180 см, физический тип современного человека
Объем мозга, см ³	—	550—650	750	700—1 200	До 1 400	Около 1 400
Череп	Череп близок по строению к черепу человекообразных обезьян	Массивные челюсти, небольшие резцы и клыки	Зубы человеческого типа	Кости черепа массивные, лоб покатый, надбровные валики выражены	Скошенные лоб и затылок, большой надбровный глазничный валик, подбородочный выступ развит слабо	Мозговой череп преобладает над лицевым, сплошной надглазничный валик отсутствует, подбородочный выступ хорошо развит

Окончание

Признак	Антропoinды	Гоминиды				
		Австрало- питековые (австралопитек)	Человек умелый	Древней- шие люди (питекантроп, синантроп)	Древние люди (неандерталец)	Новые люди (хроманьонец, современный человек)
Орудия труда	Манипуляция с окружающими предметами	Системати- ческое ис- пользование естественных предметов	Изготовление примитивных орудий труда	Изготовле- ние хорошо выделанных каменных орудий труда	Изготовление разнообраз- ных каменных орудий труда	Изготовле- ние сложных орудий труда и механизмов
Образ жизни	Стадный об- раз жизни	Стадный образ жизни, охота, собирательство	Кооперирова- ние во время охоты и груп- повая защита	Обществен- ный образ жизни, под- держание огня, прими- тивная речь	Коллектив- ная деятель- ность, работа о ближних, развитая речь	Настоящая речь, абстракт- ное мышление, развитие сель- ского и про- мышленного хозяйства, тех- ники, науки, искусства

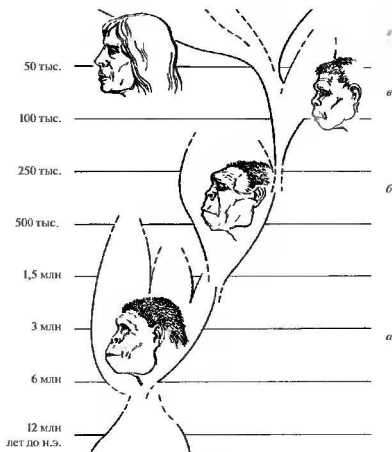


Рис. 7.24. Основные этапы эволюции человека:
 а — австралопитеки; б — архантропы; в — палеоантропы;
 г — неоантропы

По современным данным палеонтологии, предшественниками человека являются древние примитивные насекомоядные млекопитающие, давшие начало парапитекам.

Парапитеки появились около 35 млн лет назад. Это были древесные обезьяны, от которых произошли современные гиббоны, орангутаны и дриопитеки.

Дриопитеки возникли около 18 млн лет назад. Это были полудревесные, полуназемные обезьяны, которые дали начало современным гориллам, шимпанзе и австралопитекам.

Австралопитеки появились около 5 млн лет назад в безлесных степях Африки. Это были высокоразвитые обезьяны, которые передвигались на двух задних конечностях в полувыпрямленном положении. Их рост составлял 120—150 см, масса тела — 20—50 кг, объем мозга — около 600 см³. Освободившимися передними конечностями они могли брать палки, камни, другие предметы и использовать их для охоты и защиты от врагов. Изготовление орудий труда австралопитеками не установлено. Жили группами, употребляли как растительную, так и животную пищу. Австралопитеки, возможно, дали начало Человеку умелому. Этот вопрос остается дискуссионным.

Человек умелый сформировался 2—3 млн лет назад. Морфологически он мало отличался от австралопитеков, но именно на этой стадии произошло превращение обезьяны в человека, поскольку Человек умелый изготовил первые примитивные орудия труда. С этого момента изменились условия существования предков человека, в результате чего преимущества в выживании получили особи с признаками, способствующими прямохождению, способности к трудовой деятельности, совершенствованию верхних конечностей и познавательной активности мозга. Человека умелого считают предком архантропов.

Древнейшие люди (архантропы). К ним относят, в частности, питекантропа и синантропа, принадлежащих в одному виду — **Человек прямоходящий**. Останки **питекантропа** были обнаружены в 1891 г. на острове Ява; останки **синантропа** — в 1927 г. в пещере близ Пекина. Питекантропы и синантропы были более схожи с австралопитеками, чем с современными людьми. Они имели рост до 160 см, объем мозга — 700—1200 см³. Они жили 2 млн — 200 тыс. лет назад, преимущественно в пещерах и вели стадный образ жизни. Изготавливаемые ими орудия труда были более разнообразны и совершенны, чем у Человека умелого. Считают, что у них были зачатки речи. Они пользовались огнем, что делало пищу легче усвояемой, защищало от хищников и холода, способствовало расширению ареала.

Древние люди (палеантропы). К ним относят **неандертальцев**. Впервые их останки найдены в долине р. Неандерталь в Германии в 1856 г. Неандертальцы были широко расселены в Европе, Африке и Азии в ледниковую эпоху 250—35 тыс. лет назад. Объем их мозга достигал 1400 см³. У них еще сохранились надбровные валики, относительно низкий лоб, массивная нижняя челюсть с зачатком подбородочного выступа. Они жили в пещерах группами по 50—100 человек, умели добывать и поддерживать огонь, питались растительной и животной пищей, изготавливали разнообразные каменные, костяные и деревянные орудия труда (ножи, скребки, рубила, палки и т.п.). У них суще-

ствовало разделение труда: мужчины охотились, изготавливали орудия труда, женщины обрабатывали туши животных, собирали съедобные растения.

Современные люди (неоантропы). Неандертальцев сменили люди современного физического типа — *кроманьонцы* — первые представители вида Человек разумный. Они появились около 50—40 тыс. лет назад. Некоторое время палеоантропы и неоантропы существовали совместно, но затем неандертальцы были вытеснены кроманьонцами. Кроманьонцы обладали всеми физическими особенностями ныне живущих людей: высокий рост (до 180 см), большой объем головного мозга (около 1400 см³), высокий лоб, сложенные надбровные валики, развитый подбородочный выступ. Последний указывает на развитую членораздельную речь. Кроманьонцы строили жилища, делали одежду из шкур, сшитых костяными иглами, изготавливали изделия из рога, кости, кремня и украшали их резьбой. Кроманьонцы научились шлифовать, сверлить, знали гончарное дело. Они жили родовыми общинами, приручали животных, занимались земледелием. У них появились зачатки религии и культуры.

7.3.3. Факторы антропогенеза

Антропогенез — происхождение человека, становление его как вида. Антропогенез неразрывно связан с социогенезом — формированием общества. Поэтому движущими силами антропогенеза являются не только биологические, но и социальные факторы. **Биологические факторы** (по Дарвину) — это наследственность, изменчивость, борьба за существование и естественный отбор; согласно синтетической теории (СНТ) эволюции — мутационный процесс, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, естественный отбор. **Социальные факторы** — трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление.

Биологические факторы антропогенеза были вскрыты Ч. Дарвиным и его последователями, социальные факторы — Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1876).

Предками человека были древние человекообразные обезьяны, жившие в лесах. В результате уменьшения площади лесов они перешли к наземному образу жизни. На открытых пространствах они вставали на задние конечности, чтобы лучше обозреть местность. Со временем такое положение тела из случайного перешло в необходимое. Прямхождение привело к высвобождению передних конечностей от функ-

ции передвижения. Постепенно они совершенствовались и обеспечили возможность осуществления человеком трудовой деятельности.

Стадный образ жизни, трудовая деятельность, совместная охота и защита от врагов потребовали согласованных действий. Возникла необходимость общения. Неразвитая гортань и ротовой аппарат обезьян в результате наследственной изменчивости и естественного отбора постепенно преобразовались в органы членораздельной речи человека.

Использование огня для согревания позволило человеку расселиться в области с более холодным климатом. Термическая обработка пищи способствовала ее лучшему усвоению. Употребление термически обработанной животной пищи привело к изменению жевательного аппарата, уменьшению лицевого черепа и одновременно к увеличению головного мозга.

Изготовление орудий труда, совместный труд и охота привели к развитию головного мозга, мышления и сознания, совершенствованию труда и речи.

Роль биологических и социальных факторов на разных этапах антропогенеза была неодинаковой. На начальных этапах становления человека (древнейшие и древние люди) основную роль играли биологические факторы. Под действием естественного отбора формировались морфологические особенности человека: сложное строение головного мозга и кисти, вертикальное положение тела. В дальнейшем, овладев культурой изготовления орудий труда, производством пищи, устройством жилищ, человек изолировал себя от неблагоприятных природных факторов настолько, что вышел из-под жесткого контроля естественного отбора. О снижении роли биологических факторов свидетельствует общность морфологических признаков ископаемых людей современного типа и ныне живущих.

В то же время человек в значительной степени стал зависеть от социальных условий и воспитания. Вне человеческого общества само формирование человека стало невозможным, т.е. человек занимает особое положение в природе, являясь одновременно и биологическим, и социальным существом. Дальнейшая эволюция человека, видимо, будет определяться в основном социальными факторами.

Что касается биологических факторов эволюции, то в современном обществе их действие претерпело значительные изменения. Естественный отбор, хотя и замедлил свое действие, идет на всех стадиях онтогенеза. Но при этом он теряет свою ведущую роль как фактор видообразования и в известной мере выполняет лишь стабилизирующую функцию. Изоляция также теряет свое значение. Наблюдается смешивание генофондов популяций разных регионов, народов, рас. Популя-

ционные волны фактически не оказывают эволюционного действия, поскольку численность человечества не подвержена значительным колебаниям. Мутационный процесс сохранил свое значение. В некоторых районах нашей планеты частота мутаций даже увеличилась из-за загрязнения природы мутгенами. Ослабление действия отбора может привести к накоплению вредных мутаций, ведущих к снижению жизнеспособности особей.

7.3.4. Расы современного человека

Человеческие расы — это исторически сложившиеся группы людей, объединенные общностью происхождения и сходством некоторых второстепенных морфологических признаков. Вид *Человек разумный* (*Homo sapiens*) в настоящее время разделен на три или пять больших рас. В первом случае это европеоидная (евразийская), монголоидная (азиатско-американская) и австрало-негроидная (экваториальная) расы (рис. 7.25). Во втором — европеоидная, монголоидная, американская, австралоидная и негроидная расы. Внутри каждой из рас выделяют малые расы или подрасы. Расы появились в результате расселения и географической изоляции, видимо, популяций неантропов, живших в разных природно-климатических условиях. С формированием социальных взаимоотношений и ослаблением действия биологических факторов темпы эволюции человека как вида резко снизились и ни одна из рас не достигла видового обособления.



Рис. 7.25. Расы человека:

а — европеоидная (евразийская); *б* — монголоидная (азиатско-американская); *в* — австрало-негроидная (экваториальная)

Различия между расами заключаются в морфологических особенностях: 1) **европеоиды** характеризуются узким лицом, узким выступающим носом, тонкими губами, мягкими прямыми или волнистыми

волосами, цветом кожи от белого до смуглого, цветом глаз от светло-голубых до черных, относительно сильной обволошенностью тела; 2) *монголоиды* отличаются плоским широким лицом, косым разрезом глаз, жесткими черными прямыми волосами, желтовато-смуглым цветом кожи, слабой обволошенностью тела; 3) *негроиды* имеют черный цвет кожи, черные курчавые волосы, широкий плоский нос, темные глаза, толстые губы, среднюю степень обволошенности тела.

Различия между расами скорее всего связаны с адаптацией к условиям окружающей среды. Так, темная кожа негроидов предохраняла организм от ярких солнечных лучей, курчавые волосы создают воздушные прослойки, защищающие от жары. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим предохраняет от рахита, узкий выступающий нос способствует согреванию вдыхаемого воздуха. Монголоидная раса характеризуется адаптациями к суровому, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии. Таким образом, основными факторами расогенеза являются биологические: наследственная изменчивость, естественный отбор и изоляция.

О единстве вида *Homo sapiens* свидетельствует то, что все расы человека равноценны в биологическом отношении и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Отличительные признаки рас являются второстепенными и не затрагивают видовых признаков Человека разумного. Представители всех рас в пределах нормы реакции способны к достижению одинаковых высот в развитии культуры и цивилизации. Также о видовом единстве свидетельствуют неограниченные возможности скрещиваний с образованием плодовитого потомства.

Согласно теориям *расизма* человеческие расы неравноценны: одни — высшие, другие — низшие. Расисты встречаются среди представителей любой расы. На самом деле все расы являются биологически равноценными, между их представителями нет никаких существенных различий в физических и умственных способностях, мышлении, речи. Различия в уровне развития культуры и техники народов разных рас зависят не от биологических причин, а от общественно-экономических условий.

Согласно теориям *социального дарвинизма* в современном обществе естественный отбор действует в той же степени, как и в природе, и социальное неравенство есть следствие биологического неравенства людей. Это неверно по той причине, что в современном человеческом обществе естественный отбор снизил свое значение, и социальное положение людей в большей степени определяется социальными условиями и воспитанием.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы взгляды на эволюцию живой природы К. Линнея, Ж. Б. Ламарка, Ч. Дарвина?
2. В чем сходство и различие эволюционного учения Ч. Дарвина и синтетической теории эволюции?
3. Охарактеризуйте факторы эволюции, названные Ч. Дарвиным.
4. Охарактеризуйте факторы эволюции, называемые синтетической теорией эволюции.
5. Какие формы естественного отбора различают? Приведите примеры.
6. Как происходит видообразование?
7. Что такое дивергенция и конвергенция? Приведите примеры гомологичных и аналогичных органов.
8. Охарактеризуйте главные направления эволюции. Приведите примеры.
9. Охарактеризуйте главные пути эволюции. Приведите примеры.
10. Какие известны доказательства эволюции органического мира?
11. Охарактеризуйте основные гипотезы происхождения жизни.
12. Назовите основные этапы развития органического мира на Земле. Приведите примеры основных ароморфозов.
13. Изложите взгляды Ч. Дарвина на происхождение человека.
14. Каковы основные этапы эволюции человека?
15. Назовите факторы антропогенеза.
16. Какие существуют расы современного человека?

ЭКОЛОГИЯ И УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

Экология (от греч. *oikos* — дом, жилище, местообитание и *logos* — наука, учение) — наука о взаимоотношениях живых организмов между собой и со средой их обитания. Термин «экология» впервые ввел немецкий биолог Эрнст Геккель в 1866 г. в книге «Всеобщая морфология организмов».

Экология возникла как часть биологии. Но в настоящее время отмечается **разнообразное толкование содержания термина «экология»**.

В узком смысле **экология** — одна из биологических наук, изучающая отношения организмов (особей, популяций, сообществ) между собой и окружающей средой. Предметом изучения экологии (общей экологии) являются объекты организменного, популяционно-видового, биоценотического, биогеоценотического и биосферного уровней организации в их взаимодействии с окружающей средой. В связи с этим выделяют следующие разделы экологии:

- 1) *экология особей*;
- 2) *экология популяций*;
- 3) *экология сообществ*.

С экологией тесно связано **учение о биосфере**.

Задачи экологии — изучение двухсторонних связей в системах: организм — среда; популяция — среда; сообщество — среда; а также связей между особями в популяции и популяциями в сообществе.

В широком смысле современная экология — комплексная (междисциплинарная) наука, синтезирующая данные естественных и общественных наук о природе и взаимодействии природы и общества. Ее задачи — изучение законов взаимодействия природы и общества и оптимизация этого взаимодействия.

8.1. Экология особей

8.1.1. Среды жизни и экологические факторы

Среды жизни. Часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них определенное воздействие, называют **средой обитания (жизни)**. На нашей планете живые организмы освоили четыре среды обитания: водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную (табл. 8.1). Первой

Таблица 8.1

Сравнительная характеристика сред обитания и адаптаций к ним живых организмов

Среда	Характеристика	Адаптации организма к среде
Водная	Самая древняя. Освещенность убывает с глубиной. При погружении на каждые 10 м давление возрастает на 1 атм. Дефицит кислорода. Степень солёности возрастает от пресных вод к морским и океаническим. Относительно однородная (гомогенная) в пространстве и стабильная во времени	Обтекаемая форма тела, плавучесть, слизистые покровы, развитие воздухоносных полостей, осморегуляции
Наземно-воздушная	Разреженная. Обилие света и кислорода. Гетерогенная в пространстве. Очень динамичная во времени	Выработка опорного скелета, механизмов регуляции гидротермического режима. Освобождение полового процесса от жидкой среды
Почвенная	Создана живыми организмами. Осваивалась одновременно с наземно-воздушной средой. Дефицит или полное отсутствие света. Высокая плотность. Четырёхфазная (фазы: твердая, жидкая, газообразная, живые организмы). Неоднородная (гетерогенная) в пространстве. Во времени условия более постоянны, чем в наземно-воздушной среде обитания, но более динамичны, чем в водной и организменной	Форма тела вальковатая, слизистые покровы или гладкая поверхность, у некоторых имеется копательный аппарат, развитая мускулатура. Для многих групп характерны микроскопические или мелкие размеры как приспособление к жизни в плесочной воде или в воздухоносных порах
Организменная	Очень древняя. Жидкая (кровь, лимфа) или твердая (плотные ткани). Наибольшее постоянство среды во времени из всех сред обитания	Коадаптация паразита и хозяина, симбионтов друг к другу, синхронизация биоритмов, выработка у паразита защиты от переваривания хозяином и системы «закоривания» в среде, усиление полового размножения, редукция зрения, пищеварительной системы

была освоена водная среда. Затем появились паразиты и симбионты, использующие организменную среду обитания. В дальнейшем, после выхода жизни на сушу, живые организмы населили наземно-воздушную среду, а одновременно с этим создали и заселили почву. Под почвенной средой обитания подразумевают не только собственно почву, но и горные породы поверхностной части литосферы.

Экологические факторы — это отдельные элементы среды, которые воздействуют на организмы. Каждая из сред обитания отличается особенностями воздействия экологических факторов.

Экологические факторы классифицируют на абиотические, биотические, антропогенные и т.д.

Абиотические факторы — компоненты неживой природы. К ним относят: *климатические* (свет, температура, влажность, ветер, давление и др.), *геологические* (землетрясения, извержения вулканов, движение ледников, радиоактивное излучение и др.), *орографические* (рельеф местности), *эдафические*, или почвенно-грунтовые (плотность, структура, pH, гранулометрический состав, химический состав и др.), *гидрологические* (вода, течение, соленость, давление и др.).

Биотические факторы — воздействие живых организмов друг на друга (взаимодействие, взаимоотношения между особями в популяциях и между популяциями в сообществах). При этом взаимоотношения могут быть *внутривидовыми* (взаимодействия между особями одного вида) и *межвидовыми* (между особями разных видов). По типу взаимодействия различают протокооперацию (симбиоз), мутуализм, комменсализм, внутривидовую и межвидовую конкуренции, паразитизм, хищничество, аменсализм, нейтрализм. В зависимости от воздействующего организма биотические факторы делят на *фитогенные* (влияние растений), *зоогенные* (животных) и *микробогенные* (микроорганизмов).

Антропогенные факторы — деятельность человека, приводящая либо к прямому воздействию на живые организмы, либо к изменению среды их обитания (охота, промысел, вырубка лесов, загрязнение, эрозия почв и др.). При этом различается воздействие человека как биологического организма и его хозяйственная деятельность (*техногенные факторы*).

Экологические факторы могут оказывать на организм *прямое* и *косвенное* воздействие. Косвенное воздействие осуществляется через другие экологические факторы. Например, высокая температура может вызвать ожог (прямое воздействие), а может привести к обезвоживанию организма (косвенное воздействие).

Разные экологические факторы обладают различной *изменчивостью* в пространстве и во времени. Одни из них *относительно постоянны* (например, сила тяготения, солнечная радиация, соленость океана),

другие очень изменчивы (например, температура и влажность воздуха, сила ветра).

Изменения факторов среды могут быть периодическими и непериодическими. *Периодические факторы* регулярно повторяются во времени (например, изменение температуры воздуха и освещенности в течение суток или года). *Непериодические факторы* не имеют периодичности (например, извержение вулкана, нападение хищника). Периодические факторы делят на первичные и вторичные. *Первичные периодические факторы* связаны с космическими причинами (освещенность, приливы, отливы и др.). *Вторичные периодические факторы* возникают как следствие действия первичных факторов (температура, количество осадков, биомасса, продуктивность и др.).

В природе экологические факторы действуют совместно, т.е. комплексно. Комплекс факторов, под действием которых осуществляются все основные жизненные процессы организмов, включая нормальное развитие и размножение, называют *условиями жизни*.

Адаптации. В процессе эволюции у организмов выработались различные приспособления к среде обитания — *адаптации*. Они проявляются на разных уровнях организации живой материи: от молекулярного до биоценотического. Способность к адаптации — одно из основных свойств живой материи, обеспечивающее возможность ее существования. Адаптации развиваются под действием трех основных факторов: наследственности, изменчивости и естественного (а также искусственного) отбора.

Существуют три основных пути приспособления организмов к условиям окружающей среды: активный, пассивный, избегание неблагоприятных воздействий.

Активный путь — усиление сопротивляемости, развитие регуляторных процессов, позволяющих осуществлять все жизненные функции организма, несмотря на отклонения фактора от оптимума. Например, поддержание постоянной температуры тела у теплокровных животных (птиц и млекопитающих), оптимальной для протекания биохимических процессов в клетках.

Пассивный путь — подчинение жизненных функций организма изменению факторов среды. Например, переход при неблагоприятных условиях среды в состояние *анабиоза* (скрытой жизни), когда обмен веществ в организме практически полностью останавливается (зимний покой растений, сохранение семян и спор в почве, оцепенение насекомых, спячка позвоночных животных и т.д.).

Избегание неблагоприятных воздействий — выработка организмом таких жизненных циклов и поведения, которые позволяют избе-

жать неблагоприятных воздействий. Например, сезонные миграции животных.

Обычно приспособление вида к среде осуществляется тем или иным сочетанием всех трех возможных путей адаптации.

Типы адаптаций. Адаптации можно подразделить на три типа: морфологические, физиологические и этологические.

Морфологические адаптации сопровождаются изменением в строении организма (например, видоизменение листа у растений пустынь). Морфологические адаптации у растений и животных приводят к образованию определенных жизненных форм.

Физиологические адаптации сопровождаются изменением в физиологии организмов (например, способность верблюда обеспечивать организм влагой путем окисления запасов жира).

Этологические адаптации заключаются в изменениях в поведении (например, сезонные миграции млекопитающих и птиц, впадение в спячку в зимний период). Данный тип адаптации характерен для животных.

8.1.2. Действие экологических факторов

Факторы среды имеют количественное выражение (рис. 8.1). По отношению к каждому фактору можно выделить *зону оптимума* (зону нормальной жизнедеятельности), *зону пессимума* (зону угнетения) и *пределы выносливости* организма. Оптимум — такое количество экологического фактора, при котором интенсивность жизнедеятельности организмов максимальна. В зоне пессимума жизнедеятельность организмов угнетена. За пределами выносливости существование организма невозможно. Различают нижний и верхний предел выносливости.

Способность живых организмов переносить количественные колебания действия экологического фактора в той или иной степени называют *экологической валентностью (толерантностью, устойчивостью, пластичностью)*. Интервал значений экологического фактора между верхним и нижним пределами выносливости называется *зоной толерантности*. Виды с широкой зоной толерантности называют *эврибионтными*, с узкой — *стенобионтными* (рис. 8.2). Так, организмы, переносящие значительные колебания температуры, называют эвритермными, а приспособленные к узкому интервалу температур — стенотермными. Таким же образом по отношению к давлению различают эври- и стенобатные организмы, по отношению к степени засоления среды — эври- и стеногалинные и т.д.

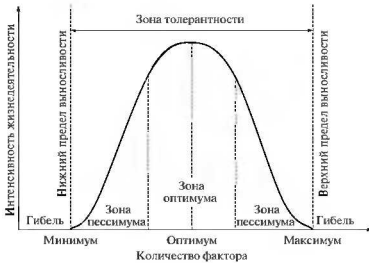


Рис. 8.1. Зависимость действия экологического фактора от его количества

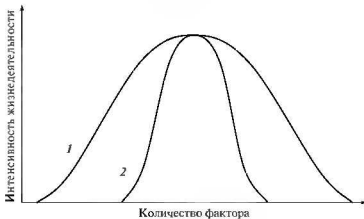


Рис. 8.2. Экологическая валентность (пластичность) видов:
1 — эврибионтные, 2 — стенобионтные

Экологические валентности отдельных индивидуумов не совпадают. Поэтому экологическая валентность вида шире экологической валентности каждой отдельной особи.

Экологические валентности вида к разным экологическим факторам могут существенно отличаться. Набор экологических валентно-

стей по отношению к разным факторам среды составляет *экологический спектр вида*.

Экологический фактор, количественное значение которого выходит за пределы выносливости вида, называют *лимитирующим (ограничивающим) фактором*. Такой фактор будет ограничивать распространение вида даже в том случае, если все остальные факторы будут благоприятными. Лимитирующие факторы определяют географический ареал вида. Знание человеком лимитирующих факторов для того или иного вида организмов позволяет, изменяя условия среды обитания, либо подавлять, либо стимулировать его развитие.

Можно выделить основные закономерности действия экологических факторов:

1) *закон относительности действия экологического фактора* — направление и интенсивность действия экологического фактора зависят от того, в каких количествах он берется и в сочетании с какими другими факторами действует. Не бывает абсолютно полезных или вредных экологических факторов: все зависит от их количества. Например, если температура окружающей среды слишком низкая или слишком высокая, т.е. выходит за пределы выносливости живых организмов, это для них плохо. Благоприятны только оптимальные значения;

2) *закон относительной заменимости и абсолютной незаменимости экологических факторов* — абсолютное отсутствие какого-либо из обязательных условий жизни заменить другими экологическими факторами невозможно, но недостаток или избыток одних экологических факторов может быть возмещен действием других экологических факторов. Например, полное (абсолютное) отсутствие воды нельзя компенсировать другими экологическими факторами. Однако, если другие экологические факторы находятся в оптимуме, то перенести недостаток воды легче, чем когда и другие факторы находятся в недостатке или избытке.

8.1.3. Основные экологические факторы

Свет. В спектре солнечного света выделяют области, различные по своему биологическому действию:

1) *ультрафиолетовые лучи* в небольших дозах необходимы живым организмам (бактерицидное действие, стимуляция роста и развития клеток, синтез витамина D и т.д.), в больших дозах губительны из-за способности вызывать мутации. Значительная часть ультрафиолетовых лучей отражается озоновым слоем;

2) *видимые лучи* — основной источник жизни на Земле, дающий энергию для фотосинтеза;

3) *инфракрасные лучи* — основной источник тепловой энергии.

Для растений солнечный свет необходим прежде всего как источник энергии для фотосинтеза. По отношению к условиям освещенности растения делят на следующие экологические группы:

1) *гелиофиты (светолюбивые)* — растения, обитающие в условиях хорошего освещения. Они имеют мелкие листья, сильно ветвящиеся побеги, значительное количество пигментов в листьях и др.;

2) *сциофиты (тенелюбивые)* — растения, плохо переносящие прямые солнечные лучи. Для них характерны крупные тонкие листья, расположенные горизонтально, с меньшим количеством устьиц;

3) *факультативные гелиофиты (теневыносливые)* — растения, способные обитать как в условиях хорошего освещения, так и в условиях затенения. Имеют переходные черты.

Для животных свет — это условие ориентации. Животные бывают с *дневным, ночным и сумеречным* образом жизни.

По отношению к продолжительности дня организмы (в основном растения) делят на *короткодневные* (обитатели низких широт) и *длиннодневные* (обитатели умеренных и высоких широт). Реакцию организмов на продолжительность дня называют *фотопериодизмом*. Это очень важное приспособление, регулирующее сезонные явления у организмов. Изменение длины дня тесно связано с годовым ходом температуры, но в отличие от последней не подвержено случайным колебаниям. Фотопериодизм обуславливает такие сезонные явления, как листопад, перелеты птиц и т.п.

Температура. От температуры окружающей среды зависит температура организмов, а следовательно, скорость всех химических реакций, составляющих обмен веществ. В основном живые организмы способны жить при температуре от 0 до +50 °С, что обусловлено свойствами цитоплазмы клеток. Верхним температурным пределом жизни является 120...140 °С (близкие к нему значения температуры выдерживают споры, бактерии), нижним — -190...-273 °С (переносят споры, семена, сперматозоиды).

По отношению к температуре организмы делят на *криофилов* (обитающих в условиях низких температур) и *термофилов* (обитающих в условиях высоких температур).

Организмы могут использовать два источника тепловой энергии: *внешний* (тепловая энергия Солнца или внутреннее тепло Земли) и *внутренний* (тепло, выделяемое при обмене веществ).

В зависимости от того, какой источник преобладает в тепловом балансе, живые организмы делят на пойкилотермных и гомойотермных. **Пойкилотермные организмы** — организмы с внутренней температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры внешней среды. К ним относят микроорганизмы, растения, беспозвоночных и низших позвоночных животных. Температура их тела обычно на 1—2 °С выше температуры окружающей среды или равна ей. **Гомойотермные организмы** — организмы, способные поддерживать внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды. Это птицы и млекопитающие. Если речь идет только о животных, то их еще называют *холоднокровными* и *теплокровными* соответственно. Среди гомойотермных организмов выделяют группу *гетеротермных* — организмов, у которых периоды сохранения постоянно высокой температуры тела сменяются периодами ее понижения при впадении в спячку в неблагоприятный период года (суслики, сурки, ежи, летучие мыши и др.).

У живых организмов различают три вида терморегуляции:

1) *химическая терморегуляция* — осуществляется путем изменения величины теплопродукции за счет изменения интенсивности обмена веществ;

2) *физическая терморегуляция* — связана с изменением величины теплоотдачи;

3) *этологическая (или поведенческая) терморегуляция* — заключается в избегании условий с неблагоприятными температурами.

Вода. Она обеспечивает протекание в организме обмена веществ и нормальное функционирование организма в целом. Одни организмы живут в воде, другие приспособились к постоянному недостатку влаги. Среднее содержание воды в клетках большинства живых организмов составляет около 70%. Вода в клетке присутствует в двух формах: *свободной* (95% всей воды клетки) и *связанной* (4—5% связаны с белками).

По отношению к воде среди живых организмов выделяют следующие экологические группы: *гигрофилы* (влаголюбивые), *ксерофилы* (сухлюбивые), *мезофилы* (промежуточная группа).

В частности, среди растений различают гигрофитов, ксерофитов и мезофитов.

Гигрофиты — растения влажных местообитаний, не переносящие водного дефицита. К ним, в частности, относят водные растения — гидатофиты и гидрофиты. *Гидатофиты* — водные растения, целиком или большей своей частью погруженные в воду (например, рдест, кувшинка). *Гидрофиты* — водные растения, прикрепленные к грунту и погруженные в воду только нижними частями (например, тростник).

Ксерофиты — растения сухих местообитаний, способные переносить перегрев и обезвоживание. К ним относятся суккуленты и склерофиты. **Суккуленты** — ксерофитные растения с сочными, мясистыми листьями (например, алоэ) или стеблями (например, кактусовые), в которых развита водозапасающая ткань. **Склерофиты** — ксерофитные растения с жесткими побегами, благодаря которым при водном дефиците у них не наблюдается внешней картины завядания (например, ковыли, саксаул).

Мезофиты — растения умеренно увлажненных местообитаний; промежуточная группа между гидрофитами и ксерофитами.

Водные организмы по типу местообитания и образу жизни объединяются в следующие экологические группы. **Планктон** — организмы, в основном пассивно перемещающиеся за счет течения. Различают **фитопланктон** (одноклеточные водоросли) и **зоопланктон** (одноклеточные животные, рачки, медузы и др.). **Нектон** — активно передвигающиеся в воде животные (рыбы, амфибии, головоногие моллюски, черепахи, китообразные и др.). **Бентос** — организмы, живущие на дне и в грунте. Его делят на **фитобентос** (прикрепленные водоросли и высшие растения) и **зообентос** (ракообразные, моллюски, морские звезды и др.). Иногда выделяют **перифитон** — организмы, прикрепленные к листьям и стеблям водных растений или другим выступам над дном водоема.

8.1.4. Биологические ритмы

Биологические ритмы представляют собой периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений. Они в той или иной форме присущи всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации: от внутриклеточных процессов до биосферных. Биологические ритмы наследственно закреплены и являются следствием естественного отбора и адаптации организмов. Ритмы бывают внутрисуточные, суточные, сезонные, годовичные, многолетние и многовековые.

Биологические ритмы делят на экзогенные и эндогенные. **Экзогенные (внешние) ритмы** возникают как реакция на периодические изменения среды (смену дня и ночи, сезонов, солнечной активности). **Эндогенные (внутренние) ритмы** генерируются самим организмом. Ритмичность имеют процессы синтеза ДНК, РНК и белков, в определенном ритме совершается работа ферментов, делятся клетки, бьется сердце и т.д. Внешние воздействия могут сдвигать фазы этих ритмов и менять их амплитуду.

Несовпадение во времени между природными и антропогенными явлениями часто приводит к разрушению природных систем (например, проведение слишком частых рубок леса).

8.2. Экология популяций

8.2.1. Понятие о популяции

Совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область (ареал), называется *видом*. Виды часто занимают большой ареал, в пределах которого особи распределены неравномерно, группами — популяциями. Целостность вида поддерживается связями между популяциями.

Популяция — совокупность особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида. Контакты между особями одной популяции чаще, чем между особями разных популяций. Например, уровень *панмиксии* (свободного скрещивания) внутри популяции выше, чем между особями разных популяций. Таким образом, популяция является структурной единицей вида.

Ареал — пространство (область распространения), на котором популяция или вид в целом встречается в течение всей своей жизнедеятельности. Ареал может быть *сплошным* или *разорванным (дизъюнктивным)*, если между его частями возникают различные преграды (водные, орографические и др.), пространства, не заселенные представителями данного вида.

Выделяют различные центры ареалов:

- 1) геометрический центр;
- 2) центр возникновения вида в пределах ареала;
- 3) центр обилия — часть ареала, где сосредоточено наибольшее число особей.

В зависимости от величины ареала и характера распространения различают космополитов, убикистов, эндемиков:

- 1) *космополиты* — виды растений и животных, представители которых встречаются на большей части обитаемых областей Земли (например, комнатная муха, серая крыса);

2) *убиквисты* — виды растений и животных с широкой экологической валентностью, способны существовать в разнообразных условиях среды, имеют обширные ареалы (например, тростник обыкновенный, волк);

3) *эндемики* — виды растений и животных, которые имеют небольшие ограниченные ареалы (часто встречаются на островах океанического происхождения, в горных районах и изолированных водоемах).

Для животных также различают *трофический* и *репродуктивный* ареалы, между которыми существует связь в виде *путей пролета* для птиц или *путей миграции* для некоторых млекопитающих и рыб.

Популяции, будучи групповыми объединениями, обладают рядом специфических свойств, которые не присущи отдельной особи: численность, плотность, рождаемость, смертность, скорость роста и пр. Кроме того, популяции свойственна определенная организация: половая, возрастная, генетическая, пространственно-экологическая и др.

Количественные показатели (характеристики) популяции можно разделить на статические и динамические. *Статические показатели популяции* характеризуют состояние популяции на данный момент времени. *Динамические показатели популяции* отражают процессы, протекающие в популяции за определенный промежуток времени.

8.2.2. Статические показатели популяции

Основные статические показатели популяции: численность, плотность, структурная организация.

Численность — число особей в популяции. Может значительно изменяться во времени. Она зависит от биотического потенциала вида и внешних условий.

Плотность — число особей или биомасса популяции, приходящаяся на единицу площади или объема.

Популяция характеризуется определенной *структурной организацией* — соотношением групп особей по полу, возрасту, размеру, генотипу, распределением особей по территории и т.д. В связи с этим выделяют различные структуры популяции: половую, возрастную, размерную, генетическую, пространственно-экологическую и др. Структура популяции формируется, с одной стороны, на основе общих биологических свойств вида, с другой стороны, под влиянием факторов среды, т.е. имеет приспособительный характер.

Половая структура (половой состав) — соотношение особей мужского и женского пола в популяции. Половая структура свойственна только популяциям раздельнополых организмов. Теоретически соотношение полов должно быть одинаковым: 50% от общей численности должны составлять мужские особи, а 50% — женские особи. Фактическое соотношение полов зависит от действия различных факторов среды, генетических и физиологических особенностей вида.

Различают первичное, вторичное и третичное соотношения. *Первичное соотношение* — соотношение, наблюдаемое при формировании половых клеток (гамет). Обычно оно равно 1:1. Такое соотношение обусловлено генетическим механизмом определения пола. *Вторичное соотношение* — соотношение, наблюдаемое при рождении. *Третичное соотношение* — соотношение, наблюдаемое у взрослых половозрелых особей.

Например, у человека во вторичном соотношении несколько преобладают мальчики, в третичном — женщины: на 100 девочек рождается 106 мальчиков, к 16—18 годам из-за повышенной мужской смертности это соотношение выравнивается и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам — 50 мужчин на 100 женщин.

У некоторых рыб (р. пецилия) различают три типа половых хромосом: *Y*, *X* и *W*, из них *Y*-хромосома несет гены мужского пола, а *X* и *W*-хромосомы — гены женского пола, но разной степени «мощности». Если генотип особи имеет вид *YY*, то развиваются самцы, если *XY* — самки, если же *WY*, то в зависимости от условий среды развиваются половые признаки самца или самки.

В популяциях меченосцев соотношение полов зависит от значения pH среды. При pH 6,2 количество самцов в потомстве составляет 87—100%, а при pH 7,8 — от 0 до 15%.

Возрастная структура (возрастной состав) — соотношение в популяции особей разных возрастных групп. *Абсолютный возрастной состав* выражает численность определенных возрастных групп в определенный момент времени. *Относительный возрастной состав* выражает долю или процент особей данной возрастной группы по отношению к общей численности популяции. Возрастной состав определяется рядом свойств и особенностей вида: время достижения половой зрелости, продолжительность жизни, длительность периода размножения, смертность и др.

В зависимости от способности особей к размножению различают три группы: *предрепродуктивную* (особи, еще не способные размножаться), *репродуктивную* (особи, способные размножаться), *пострепродуктивную* (особи, уже не способные размножаться).

Пространственно-этологическая структура — характер распределения особей в пределах ареала. Она зависит от особенностей окружающей среды и *этологии* (особенностей поведения) вида.

Различают три основных типа распределения особей в пространстве: равномерное (регулярное), неравномерное (агрегированное, групповое, мозаичное) и случайное (диффузное) (рис. 8.3).

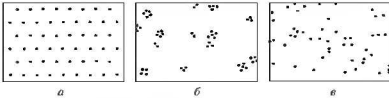


Рис. 8.3. Основные типы распределения особей в пространстве: *а* — равномерное; *б* — групповое; *в* — случайное

Равномерное распределение характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних. Свойственно популяциям, существующим в условиях равномерного распределения факторов среды или состоящих из особей, проявляющих друг к другу антагонизм.

Неравномерное (групповое) распределение проявляется в образовании группировок особей, между которыми остаются большие незаселенные территории. Характерно для популяций, обитающих в условиях неравномерного распределения факторов среды или состоящих из особей, ведущих групповой (стадный) образ жизни.

Случайное распределение выражается в неодинаковом расстоянии между особями. Является результатом вероятностных процессов, неоднородности среды и слабых социальных связей между особями.

По типу использования пространства все подвижные животные подразделяются на *оседлых* и *кочевых*. Оседлый образ жизни имеет ряд биологических преимуществ, таких как свободная ориентация на знакомой территории при поиске пищи или укрытия, возможность создать запасы пищи (белка, полевая мышь). К его недостаткам относится истощение пищевых ресурсов при излишне высокой плотности популяции.

По форме совместного существования животных выделяют одиночный образ жизни, семейный, колониями, стаями, стадами.

8.2.3. Динамические показатели популяции

Основные динамические показатели популяции: рождаемость, смертность, скорость роста популяции.

Рождаемость (скорость рождаемости) — число новых особей, появившихся в популяции за единицу времени в результате размножения.

Различают максимальную и фактическую рождаемость. *Максимальная рождаемость* — максимальная реализация возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды. *Фактическая рождаемость* — реальная реализация возможности рождения.

Смертность (скорость смертности) — число особей, погибших в популяции за единицу времени (от хищников, болезней, старости и других причин). Смертность — величина, обратная рождаемости.

Скорость роста популяции — изменение численности популяции в единицу времени. Скорость роста популяции может быть положительной, нулевой и отрицательной. Зависит от показателей рождаемости, смертности и миграции (вселения — *иммиграции* и выселения — *эмиграции*). Увеличение (*прибыль*) численности происходит в результате рождаемости и иммиграции особей, а уменьшение (*убыль*) численности — в результате смертности и эмиграции особей.

Скорость роста может быть выражена в виде кривой роста популяции (рис. 8.4). Существуют две основные модели роста популяции:

1) *J-образная кривая* отражает неограниченный экспоненциальный рост численности популяции, не зависящий от плотности популяции. Такой тип роста возможен, пока биотический потенциал популяции (r) реализуется полностью. Это продолжается, пока низка конкурен-

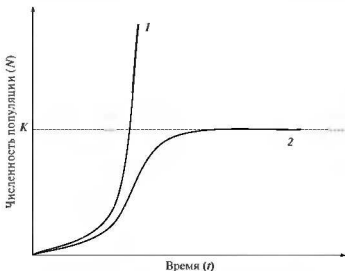


Рис. 8.4. Кривые роста численности популяций.
1 — J-образная кривая; 2 — S-образная (логистическая) кривая;
K — емкость среды

ция за ресурсы. Однако после превышения *емкости среды (предельной плотности насыщения, предельной численности) (K)* произойдет резкое снижение численности;

2) *S-образная (логистическая) кривая* отражает *логистический тип роста*, зависящего от плотности популяции, при котором скорость роста популяции снижается по мере роста численности (плотности). Скорость роста снижается вплоть до нуля при достижении предельной численности.

8.2.4. Выживаемость и экологические стратегии

Выживаемость — абсолютное число особей (или процент от исходного числа особей), сохранившихся в популяции за определенный промежуток времени:

$$Z = \frac{n}{N} \cdot 100\%,$$

где Z — выживаемость, %; n — число выживших; N — исходная численность популяции.

Выживаемость зависит от ряда причин: возрастного и полового состава популяции, действия тех или иных факторов среды и др.

Выживаемость можно выразить в виде **кривых выживания**, которые отражают, как по мере старения снижается численность особей одного возраста в популяции.

Различают три основных типа кривых выживания (рис. 8.5):

1) *кривая I типа* свойственна организмам, смертность которых на протяжении всей жизни мала, но резко возрастает в ее конце (например, насекомые, погибающие после кладки яиц, люди в развитых странах, некоторые крупные млекопитающие);

2) *кривая II типа* характерна для видов, у которых смертность остается примерно постоянной в течение всей жизни (например, птицы, пресмыкающиеся);

3) *кривая III типа* отражает массовую гибель особей в начальный период жизни (например, многие рыбы, беспозвоночные, растения и другие организмы, не заботящиеся о потомстве и выживающие за счет огромного количества икринок, личинок, семян и т.п.).

Встречаются кривые, сочетающие черты основных типов (например, у людей, живущих в отсталых странах, и некоторых крупных млекопитающих кривая I типа вначале имеет резкое падение в связи с большой смертностью сразу после рождения).

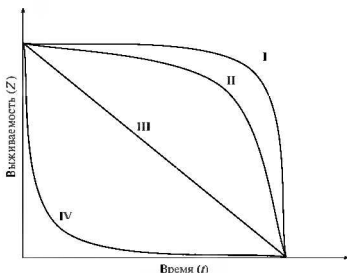


Рис. 8.5. Кривые выживания.

I — дрозиды, II — человек, III — гидры, IV — устрицы

Комплекс свойств популяции, направленных на повышение вероятности выживания и оставления потомства, называют **экологической стратегией выживания**. Выделяют два типа экологических стратегий: *r*-стратегия и *K*-стратегия. Характерные особенности приведены ниже.

r*-виды*(виды-«оппортунисты»)**

Размножаются быстро: высокая плодовитость, время генерации короткое

Скорость размножения не зависит от плотности популяции

Вид не всегда устойчив на данной территории

Расселяются широко и в больших количествах

Малые размеры особей

Малая продолжительность жизни особи

K*-виды*(с тенденцией к равновесию)**

Размножаются медленно: низкая плодовитость, продолжительное время генерации

Скорость размножения зависит от плотности популяции, быстро увеличивается, если плотность падает

Вид устойчив на данной территории

Расселяется медленно

Крупные размеры особей

Большая продолжительность жизни особи

Слабые конкуренты

Лучше приспособлены к изменениям окружающей среды (менее специализированные)

Примеры: бактерии, тли, однолетние растения

Сильные конкуренты

Менее устойчивы к изменениям условий среды (высокая специализация для жизни в устойчивых местообитаниях)

Примеры: крупные тропические бабочки, кондор, человек, деревья

г-стратегии (г-виды, г-популяции) — популяции из быстро размножающихся, но менее конкурентоспособных особей. Имеют J-образную кривую роста численности, не зависящую от плотности популяции. Такие популяции быстро расселяются, но они малоустойчивы. К ним относятся бактерии, тли, однолетние растения и др.

К-стратегии (К-виды, К-популяции) — популяции из медленно размножающихся, но более конкурентоспособных особей. Имеют S-образную кривую роста численности, зависящую от плотности популяции. Такие популяции населяют стабильные местообитания. К ним относятся человек, кондор, деревья и др.

8.2.5. Регуляция численности популяции

Гомеостаз популяции — поддержание определенной численности (плотности). Изменение численности популяции зависит от целого ряда факторов среды — абиотических, биотических и антропогенных. Однако всегда можно выделить *ключевой фактор*, наиболее сильно влияющий на рождаемость, смертность, миграцию особей и т.д. На рисунке 8.6 показано, как поддерживается гомеостаз популяции, регулируемый доступностью пищевых ресурсов.

Факторы, регулирующие плотность популяции, делят на зависимые и независимые от нее. *Зависимые от плотности факторы* изменяются вместе с изменением плотности популяции. К ним относят биотические факторы. *Независимые от плотности факторы* остаются постоянными с изменением плотности популяции. Это абиотические факторы.

Популяции многих видов организмов способны к *саморегуляции* своей численности.

Выделяют три механизма торможения роста численности популяций:

1) при возрастании плотности повышается частота контактов между особями, что вызывает у них *стрессовое состояние*, уменьшающее рождаемость и повышающее смертность;

2) при возрастании плотности усиливается эмиграция в новые местообитания, краевые зоны, где условия менее благоприятны и смертность увеличивается;

3) при возрастании плотности происходят изменения генетического состава популяции, например, быстро размножающиеся особи заменяются медленно размножающимися.



Рис. 8.6. Гомеостаз в популяции животных, регулируемый доступностью пищевых ресурсов

Понимание механизмов регуляции численности популяций чрезвычайно важно для возможности управления этими процессами. Деятельность человека часто сопровождается сокращением численности популяций многих видов. Причины этого — в чрезмерном истреблении особей, ухудшении условий жизни вследствие загрязнения окружающей среды, беспокойства животных, особенно в период размножения, сокращения ареала и т.д. В природе нет и не может быть «хороших» и «плохих» видов, все они необходимы для ее нормального развития.

В настоящее время остро стоит вопрос сохранения биологического разнообразия. Сокращение генофонда живой природы может привести

к трагическим последствиям. Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) издает «Красную книгу», в которой регистрирует исчезающие, редкие, сокращающиеся, неопределенные виды и «черный список» безвозвратно исчезнувших видов.

Для сохранения видов человек использует различные *способы регулирования численности* популяций: правильное ведение охотничьего хозяйства и промыслов (установление сроков и угодий охоты и отлова рыбы), запрещение охоты на некоторые виды животных, регулирование вырубки лесов и др.

В то же время деятельность человека создает условия для появления новых форм организмов или развития старых видов, к сожалению, часто вредных для человека: болезнетворных микроорганизмов, вредителей сельскохозяйственных культур и т.д.

8.3. Экология сообществ и экосистем

8.3.1. Понятие о биоценозе, биогеоценозе, экосистеме

Живые организмы находятся между собой и абиотическими условиями среды обитания в определенных отношениях, образуя тем самым так называемые экологические системы.

Биоценоз — совокупность популяций разных видов, обитающих на определенной территории. Растительный компонент биоценоза называют *фитоценозом*, животный — *зооценозом*, микробный — *микробоценозом*.

Ведущим компонентом в биоценозе является фитоценоз. Он определяет, каким будет зооценоз и микробоценоз.

Биотоп — определенная территория со свойственными ей абиотическими факторами среды обитания (климат, почва). **Биогеоценоз** — совокупность биоценоза и биотопа (рис. 8.7). **Экосистема** — система живых организмов и окружающих их неорганических тел, связанных между собой потоком энергии и круговоротом веществ (рис. 8.8). Термин «экосистема» был предложен английским ученым А. Тенсли (1935), а термин «биогеоценоз» — российским ученым В.Н. Сукачевым (1942). «Экосистема» и «биогеоценоз» — понятия близкие, но не синонимы. Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза. Экосистема — понятие более общее. Каждый биогеоценоз — это экосистема, но не каждая экосистема — биогеоценоз. Единая экосистема нашей планеты высшего порядка называется *биосферой*.

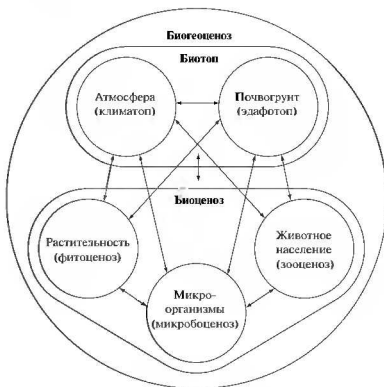


Рис. 8.7. Структура биогеоценоза



Рис. 8.8. Функциональная схема экосистемы

8.3.2. Типы связей и взаимоотношений между организмами

Типы связей между организмами. Живые организмы определенным образом связаны друг с другом. Различают следующие типы связей между видами: трофические, топические, форические, фабрические. Наиболее важными являются трофические и топические связи, так как именно они удерживают организмы разных видов друг возле друга, объединяя их в сообщества.

Трофические связи возникают между видами, когда один вид питается другим: живыми особями, мертвыми остатками, продуктами жизнедеятельности. Трофическая связь может быть прямой и косвенной. *Прямая связь* проявляется при питании львов живыми антилопами, гиен трупами зебр, жуков-навозников пометом крупных копытных и т.д. *Косвенная связь* возникает при конкуренции разных видов за один пищевой ресурс.

Топические связи проявляются в изменении одним видом условий обитания другого вида. Например, под хвойным лесом, как правило, отсутствует травянистый покров.

Форические связи возникают, когда один вид участвует в распространении другого вида. Перенос животными семян, спор, пыльцы растений называется *зоохория*, а мелких особей — *форезия*.

Фабрические связи заключаются в том, что один вид использует для своих сооружений продукты выделения, мертвые остатки или даже живых особей другого вида. Например, птицы при постройке гнезд используют ветки деревьев, траву, пух и перья других птиц.

Типы отношений между организмами. Воздействие одного вида на другой может быть положительным, отрицательным и нейтральным. При этом возможны разные комбинации типов воздействия. Различают нейтрализм, протокооперацию, мутуализм, комменсализм, хищничество, паразитизм, конкуренцию, аменсализм.

Нейтрализм — сожительство двух видов на одной территории, не имеющее для них ни положительных, ни отрицательных последствий. Например, белки и лоси не оказывают друг на друга значительных воздействий.

Протокооперация — взаимовыгодное, но не обязательное сосуществование организмов, пользу из которого извлекают все участники. Например, раки-отшельники и актинии. На раковине рака может поселяться коралловый полип актиния, который имеет стрекательные клетки, выделяющие яд. Актиния защищает рака от хищных рыб,

а рак-отшельник, перемещаясь, способствует распространению актиний и увеличению их кормового пространства.

Мутуализм (облигатный симбиоз) — взаимовыгодное сожительство, когда либо один из партнеров, либо оба не могут существовать без сожителя. Например, травоядные копытные и целлюлозоразрушающие бактерии. Целлюлозоразрушающие бактерии обитают в желудке и кишечнике травоядных копытных. Они продуцируют ферменты, расщепляющие целлюлозу, поэтому обязательно нужны травоядным, у которых таких ферментов нет. Травоядные копытные со своей стороны предоставляют бактериям питательные вещества и среду обитания с оптимальной температурой, влажностью и т.д.

Комменсализм — взаимоотношения, при которых один из партнеров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично. Различают две формы комменсализма: *синойкия (квартиранство)* и *трофобиоз (нахлебничество)*. Примером синойкии являются взаимоотношения некоторых актиний и тропических рыб. Тропические рыбки укрываются от нападения хищников среди щупалец актиний, которые имеют стрекательные клетки. Примером трофобиоза служат взаимоотношения крупных хищников и падальщиков. Падальщики, например гиены, грифы, шакалы, питаются останками жертв, убитых и частично съеденных крупными хищниками — львами.

Хищничество — взаимоотношения, при которых один из участников (хищник) умерщвляет другого (жертва) и использует его в качестве пищи. Например, волки и зайцы. Состояние популяции хищника тесно связано с состоянием популяции жертв. Однако при сокращении численности популяции одного вида жертв хищник переключается на другой вид. Например, волки могут использовать в качестве пищи зайцев, мышей, кабанов, косуль, лягушек, насекомых и т.д.

Частным случаем хищничества является **каннибализм** — умерщвление и поедание себе подобных. Встречается, например, у крыс, бурых медведей, человека.

Паразитизм — взаимоотношения, при которых паразит не убивает своего хозяина, а длительное время использует его как среду обитания и источник пищи. К паразитам относятся вирусы, патогенные бактерии, грибы, простейшие, паразитические черви и др. Различают облигатных и факультативных паразитов. *Облигатные паразиты* ведут исключительно паразитический образ жизни и вне организма хозяина либо погибают, либо находятся в неактивном состоянии (вирусы). *Факультативные паразиты* ведут паразитический образ жизни, но в слу-

чае необходимости могут нормально жить во внешней среде, вне организма хозяина (патогенные грибы и бактерии).

Конкуренция — взаимоотношения, при которых организмы соперничают друг с другом за одни и те же ресурсы внешней среды при недостатке последних. Организмы могут конкурировать за пищевые ресурсы, полового партнера, убежище, свет и т.д. Различают прямую и косвенную, внутривидовую и межвидовую конкуренции. **Косвенная (пассивная) конкуренция** — потребление ресурсов среды, необходимых обоим видам. **Прямая (активная) конкуренция** — подавление одного вида другим. **Внутривидовая конкуренция** — соперничество между особями одного вида. **Межвидовая конкуренция** возникает между особями разных, но экологически близких видов. Ее результатом может быть либо *взаимное приспособление* двух видов, либо *замещение* популяцией одного вида популяции другого вида, который переселяется на другое место. переключается на другую пищу или вымирает.

Конкуренция приводит к естественному отбору в направлении увеличения экологических различий между конкурирующими видами и образованию ими разных экологических ниш.

Аменсализм — взаимоотношения, при которых один организм воздействует на другой и подавляет его жизнедеятельность, а сам не испытывает никаких отрицательных влияний со стороны подавляемого. Например, ель и растения нижнего яруса. Плотная крона ели препятствует проникновению солнечных лучей под полог леса и подавляет развитие растений нижнего яруса.

Частным случаем аменсализма является **аллелопатия (антибиоз)** — влияние одного организма на другой, при котором во внешнюю среду выделяются продукты жизнедеятельности одного организма, отравляя ее и делая непригодной для жизни другого. Аллелопатия распространена у растений, грибов, бактерий. Например, гриб-пеницилл продуцирует вещества, подавляющие жизнедеятельность бактерий. Пеницилл используют для получения пенициллина — первого открытого в медицине антибиотика. В последнее время в понятие «аллелопатия» включают и положительное воздействие.

Характеристика типов взаимодействия между популяциями разных видов также приведена в табл. 8.2.

В ходе эволюции и развития экосистем существует тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, увеличивающих выживание обоих видов. Поэтому в зрелых экосистемах доля сильных отрицательных взаимодействий меньше, чем в молодых.

Таблица 8.2

Взаимодействия между видами

№ п/п	Тип взаимодействия	Вид		Общий характер взаимодействия	Примеры
		1-й	2-й		
1	Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не оказывает влияния на другую	Белки и лоси не оказывают друг на друга значительных воздействий
2	Конкуренция, неопосредованное взаимодействие	—	—	Прямое взаимное подавление обоих видов	Щука и судак могут питаться друг другом
3	Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов	—	—	Опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами	Щука и судак конкурируют между собой из-за карасей, которыми питаются и те, и другие
4	Аменсализм	—	0	Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния	Плотная крона ели препятствует проникновению солнечных лучей под полог леса и подавляет развитие растений нижнего яруса
5	Паразитизм	+	—	Популяция паразита обычно меньше, чем популяция хозяина	Аскарида человеческая паразитирует в кишечнике человека, получая питательные вещества и среду обитания
6	Хищничество	+	—	Особи хищника обычно больше особей добычи	Волки используют в качестве пищи зайцев
7	Комменсализм	+	0	Популяция комменсала получает пользу от объединения с популяцией хозяина, для которой это объединение безразлично	Тропические рыбы укрываются от нападения хищников среди щупалец актиний, которые имеют стрекательные клетки

№ п/п	Тип взаимодействия	Вид		Общий характер взаимодействия	Примеры
		1-й	2-й		
8	Протокооперация	+	+	Взаимовыгодное для друг друга, но не является облигатным	Коралловый полип активен поселяется на раковине рака-отшельника и своими стрекательными клетками защищает рака от хищных рыб, а рак-отшельник, перемещаясь, способствует распространению актиний и увеличению их кормового пространства
9	Мутуализм	+	+	Облигатное взаимодействие, полезное для обеих популяций	Целлюлозоразрушающие бактерии обитают в желудке и кишечнике травоядных копытных и производят ферменты, расщепляющие целлюлозу, поэтому обязательно нужны травоядным, у которых таких ферментов нет. Травоядные копытные со своей стороны предоставляют бактериям питательные вещества и среду обитания с оптимальной температурой, влажностью и т.д.

Примечания: 1. (0) — существенное взаимодействие между популяциями отсутствует.

2. (+) — благоприятное действие на рост, выживание или другие характеристики популяции

3. (—) — ингибирующее действие на рост или другие характеристики популяции.

4. Типы 2—4 можно считать «отрицательными взаимодействиями», 7—9 — «положительными взаимодействиями», а типы 5 и 6 можно отнести к обменным группам.

8.3.3. Структура и функционирование экосистем

Структура биоценоза. Различают видовую, пространственную и экологическую структуры биоценоза.

Видовая структура — число видов, образующих данный биоценоз, и соотношение их численности или массы. Другими словами, видовая структура биоценоза определяется видовым разнообразием и количественным соотношением числа видов или их массы между собой.

Пространственная структура — распределение организмов разных видов в пространстве (по вертикали и по горизонтали). Пространственная структура образуется, прежде всего, растительной частью биоценоза. Различают *ярусность* (вертикальная структура биоценоза) и *мозаичность* (структура биоценоза по горизонтали).

Экологическая структура — соотношение организмов разных экологических групп. Биоценозы со сходной экологической структурой могут иметь разный видовой состав. Это связано с тем, что одни и те же экологические ниши могут быть заняты сходными по экологии, но далеко не родственными видами. Такие виды называют *замещающими*, или *викарирующими*.

Любая популяция занимает определенное местообитание и определенную экологическую нишу. **Местообитание** — территория, занимаемая популяцией, с комплексом присущих ей экологических факторов. **Экологическая ниша** — место популяции в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (например, трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т.п.). Местообитание — это как бы «адрес» организма, а экологическая ниша — это его «профессия».

Функциональные группы организмов в экосистеме. Как правило, в любой экосистеме можно выделить три функциональные группы организмов: продуцентов, консументов и редуцентов.

Продуценты — автотрофные организмы, способные производить органические вещества из неорганических, используя фотосинтез или хемосинтез (растения и автотрофные бактерии).

Консументы (макроконсументы, фаготрофы) — гетеротрофные организмы, потребляющие органическое вещество продуцентов или других консументов (животные, гетеротрофные растения, некоторые микроорганизмы). Консументы бывают первого порядка (фитофаги, сапрофаги), второго порядка (зоофаги, некрофаги) и т.д.

Редуценты (микроконсументы, деструкторы, сапротрофы, осмотротрофы) — гетеротрофные организмы, питающиеся органическими

остатками и разлагающие их до минеральных веществ (сапротрофные бактерии и грибы).

Пищевые цепи и сети. Питаясь друг другом, живые организмы образуют цепи питания. *Цепь питания* — последовательность организмов, по которой передается энергия, заключенная в пище, от ее первоначального источника. Каждое звено цепи называется *трофическим уровнем*. Первый трофический уровень — *продуценты* (автотрофные организмы, преимущественно зеленые растения). Второй трофический уровень — *консументы I порядка* (растительноядные животные). Третий трофический уровень — *консументы II порядка* (первичные хищники, питающиеся растительноядными животными). Четвертый трофический уровень — *консументы III порядка* (вторичные хищники, питающиеся плотоядными животными). В пищевой цепи редко бывает больше четырех-пяти трофических уровней. Последний трофический уровень — *редуценты* (сапротрофные бактерии и грибы). Они осуществляют *минерализацию* — превращение органических остатков в неорганические вещества.

Различают два типа пищевых цепей (рис. 8.9):

1) *цепи выедания (или пастбищные)* — пищевые цепи, начинающиеся с живых фотосинтезирующих организмов. Например, фитопланктон → зоопланктон → рыбы микрофаги → рыбы макрофаги → птицы ихтиофаги;

2) *цепи разложения (или детритные)* — пищевые цепи, начинающиеся с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных. Например, детрит → детритофаги → хищники микрофаги → хищники макрофаги.



Рис. 8.9. У-образная модель потока энергии, показывающая связь между пастбищной и детритной пищевыми цепями

Таким образом, поток энергии, проходящий через экосистему, разбивается как бы на два основных направления. Энергия к консументам

там поступает через живые ткани растений или через запасы мертвого органического вещества. Цепи выедания преобладают в водных экосистемах, цепи разложения — в экосистемах суши.

В сообществах пищевые цепи сложным образом переплетаются и образуют **пищевые сети**. В состав пищи каждого вида входит обычно не один, а несколько видов, каждый из которых, в свою очередь, может служить пищей нескольким видам. С одной стороны, каждый трофический уровень представлен многими популяциями разных видов, с другой стороны, многие популяции принадлежат сразу к нескольким трофическим уровням. В результате благодаря сложности пищевых связей выпадение какого-то одного вида часто не нарушает равновесия в экосистеме.

Поток энергии и круговорот веществ в экосистеме. В экосистеме органические вещества синтезируются автотрофами из неорганических веществ. Затем они потребляются гетеротрофами. Выделенные в процессе жизнедеятельности или после гибели организмов (как автотрофов, так и гетеротрофов) органические вещества подвергаются минерализации, т.е. превращению в неорганические вещества. Эти неорганические вещества могут быть вновь использованы автотрофами для синтеза органических веществ. Так осуществляется **биологический круговорот веществ**.

В то же время энергия не может циркулировать в пределах экосистемы. **Поток энергии** (передача энергии), заключенной в пище, в экосистеме осуществляется однонаправленно от автотрофов к гетеротрофам.

При передаче энергии с одного трофического уровня на другой большая часть энергии рассеивается в виде тепла (в соответствии со вторым законом термодинамики), и только около 10% от первоначального количества передается по пищевой цепи.

В результате пищевые цепи можно представить в виде **экологических пирамид**. Различают три основных типа экологических пирамид (рис. 8.10):

1) **пирамида чисел** (пирамида Элтона) отражает уменьшение численности организмов от продуцентов к консументам;

2) **пирамида биомасс** показывает изменение биомасс на каждом следующем трофическом уровне: для наземных экосистем пирамида биомасс сужается кверху, для экосистемы океана — имеет перевернутый характер, что связано с быстрым потреблением фитопланктона консументами;

3) **пирамида энергии (продукции)** имеет универсальный характер и отражает уменьшение количества энергии, содержащейся в продукции, создаваемой на каждом следующем трофическом уровне.

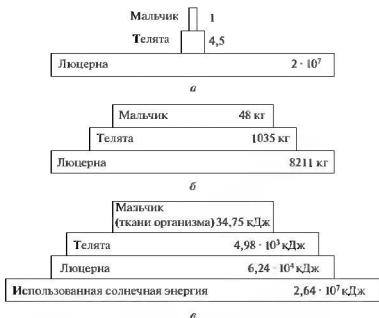


Рис. 8.10. Пирамиды чисел (а), биомасс (б) и энергии (в), представляющие упрощенную экосистему: люцерна — телята — мальчик (12 лет).

Пирамида чисел (а) показывает, что если бы мальчик питался в течение одного года только телятиной, то для этого ему потребовалось бы 4,5 теленка, а для пропитания телят необходимо засеять люцерной поле площадью 4 га, что составит $2 \cdot 10^7$ растений. В пирамиде биомасс (б) число особей заменено их биомассой. В пирамиде энергии (в) учтена солнечная энергия: люцерной используется 0,24% солнечной энергии; для накопления продукции телятами в течение года — 8% энергии, аккумулированной люцерной, на развитие и рост ребенка в течение года — 0,7% энергии, аккумулированной телятами. В результате для пропитания ребенка в течение года используется чуть более одной миллионной доли солнечной энергии, падающей на поле площадью 4 га.

8.3.4. Биологическая продуктивность экосистем

Прирост биомассы в экосистеме, созданной за единицу времени, называют **биологической продукцией (продуктивностью)**. Массу организмов определенной группы (продуцентов, консументов, редуцентов) или сообщества в целом называют **биомассой**. Самой высокой биомассой и продуктивностью обладают тропические дождевые леса, самой низкой — пустыни и тундры.

Различают первичную и вторичную продукцию сообщества.

Первичная продукция — биомасса, созданная за единицу времени продуцентами. Ее подразделяют на валовую и чистую. *Валовая первичная продукция (общая ассимиляция)* — это общая биомасса, созданная растениями в ходе фотосинтеза. Часть ее расходуется на поддержание жизнедеятельности растений — траты на дыхание (40—70%). Оставшаяся часть составляет *чистую первичную продукцию* (чистая ассимиляция), которая в дальнейшем используется консументами и редуцентами, или накапливается в экосистеме.

Вторичная продукция — биомасса, созданная за единицу времени консументами. Она различна для каждого следующего трофического уровня.

Если в экосистеме скорость прироста растений (образования первичной продукции) выше темпов переработки ее консументами и редуцентами, то это ведет к увеличению биомассы продуцентов. Если при этом присутствует недостаточная утилизация продуктов опада в цепях разложения, то происходит накопление мертвого органического вещества. Это ведет к заторфовыванию болот, образованию мощной лесной подстилки и т.п. В стабильных экосистемах биомасса остается постоянной, так как практически вся продукция расходуется в цепях питания.

8.3.5. Динамика экосистем

Изменения в сообществах могут быть циклическими и поступательными.

Циклические изменения — периодические изменения в биоценозе (суточные, сезонные, многолетние), при которых биоценоз возвращается к исходному состоянию.

Поступательные изменения — изменения в биоценозе, в конечном счете, приводящие к смене этого сообщества другим. **Сукцессия** — последовательная смена биоценозов (экосистем), выраженная в изменении видового состава и структуры сообщества (рис. 8.11). Последовательный ряд сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется *сукцессионной серией*. К сукцессиям относятся опустынивание степей, зарастание озер и образование болот и др.

В зависимости от причин, вызвавших смену биоценоза, сукцессии делят на природные и антропогенные, аутогенные и аллогенные. *Природные сукцессии* происходят под действием естественных причин, не связанных с деятельностью человека. *Антропогенные сукцессии* обусловлены деятельностью человека. *Аутогенные сукцессии* (самопорождающиеся) возникают вследствие внутренних причин (измене-

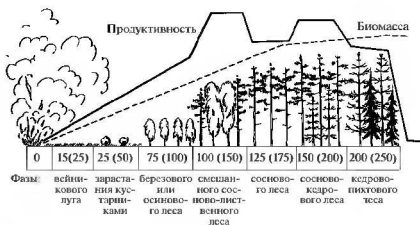


Рис. 8.11. Сукцессия пихтово-кедровой тайги после опустошительного лесного пожара. Числа в прямоугольниках — колебания в длительности прохождения фаз сукцессии (в скобках указан срок их окончания)

ния среды под действием сообщества). *Аллогенные сукцессии* (порожденные извне) вызваны внешними причинами (например, изменение климата).

В зависимости от первоначального состояния субстрата, на котором развивается сукцессия, различают первичные и вторичные сукцессии. *Первичные сукцессии* развиваются на субстрате, не занятом живыми организмами (на скалах, обрывах, сыпучих песках, в новых водоемах и т.п.). *Вторичные сукцессии* происходят на месте уже существующих биоценозов после их нарушения (в результате вырубki, пожара, вспашки, извержения вулкана и т.п.).

В своем развитии экосистема стремится к устойчивому состоянию. Сукцессионные изменения происходят до тех пор, пока не сформируется стабильная экосистема, производящая максимальную биомассу на единицу энергетического потока. Сообщество, находящееся в равновесии с окружающей средой, называется *климаксным*.

8.3.6. Природные и антропогенные экосистемы

8.3.6.1. Природные экосистемы (биоценозы)

В зависимости от природных и климатических условий можно выделить три группы и ряд типов природных экосистем (*биоценозов*). В основе классификации для наземных экосистем лежит тип естественной

(исходной) растительности, для водных экосистем — гидрологические и физические особенности.

Наземные экосистемы:

- 1) тундра: арктическая и альпийская;
- 2) бореальные хвойные леса;
- 3) листопадный лес умеренной зоны;
- 4) степь умеренной зоны;
- 5) тропические злаковники и саванна;
- 6) чапараль (районы с дождливой зимой и засушливым летом);
- 7) пустыня: травянистая и кустарниковая;
- 8) полувечнозеленый тропический лес (районы с выраженными влажным и сухим сезонами);
- 9) вечнозеленый тропический дождевой лес.

Пресноводные экосистемы:

- 1) лентические (стоячие воды): озера, пруды, водохранилища и др.;
- 2) лотические (текучие воды): реки, ручьи, родники и др.;
- 3) заболоченные угодья: болота, болотистые леса, марши (приморские луга).

Морские экосистемы:

- 1) открытый океан (пелагическая экосистема);
- 2) воды континентального шельфа (прибрежные воды);
- 3) районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством);
- 4) эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, лиманы, соленые марши и др.);
- 5) глубоководные рифовые зоны.

Помимо основных типов природных экосистем (биома) различают переходные типы — *эктоны*. Например, лесотундра, смешанные леса умеренной зоны, лесостепь, полупустыни и др.

8.3.6.2. Антропогенные экосистемы

Агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы, агроценозы) — искусственные экосистемы, возникающие в результате сельскохозяйственной деятельности человека (пашни, сенокосы, пастбища). Агроэкосистемы создаются человеком для получения высокой чистой продукции автотрофов (урожая). В них, как в естественных сообществах, имеются продуценты (культурные растения и сорняки), консументы (насекомые, птицы, мыши и т.д.) и редуценты (грибы

и бактерии). Обязательным звеном пищевых цепей в агроэкосистемах является человек.

Отличия агроценозов от естественных биоценозов:

- 1) незначительное видовое разнообразие (агроценоз состоит из небольшого числа видов, имеющих высокую численность);
- 2) короткие цепи питания;
- 3) неполный круговорот веществ (часть питательных элементов выносятся с урожаем);
- 4) источник энергии — не только Солнце, но и деятельность человека (мелиорация, орошение, применение удобрений);
- 5) искусственный отбор (действие естественного отбора ослаблено, отбор осуществляет человек);
- 6) отсутствие саморегуляции (регуляцию осуществляет человек) и др.

Таким образом, агроценозы — неустойчивые системы и способны существовать только при поддержке человека.

Урбасистемы (урбанистические системы) — искусственные системы (экосистемы), возникающие в результате развития городов и представляющие собой средоточие населения, жилых зданий, промышленных, бытовых, культурных объектов и т.д. В их составе можно выделить следующие территории:

1) *промышленные зоны*, где сосредоточены промышленные объекты различных отраслей хозяйства и являющиеся основными источниками загрязнения окружающей среды;

2) *жилищные зоны* (жилые или спальные районы) с жилыми домами, административными зданиями, объектами быта, культуры и т.п.;

3) *рекреационные зоны*, предназначенные для отдыха людей (лесопарки, базы отдыха и т.п.);

4) *транспортные системы и сооружения*, пронизывающие всю городскую систему (автомобильные и железные дороги, метрополитен, заправочные станции, гаражи, аэродромы и т.п.).

Существование урбосистем поддерживается за счет агроэкосистем и энергии горючих ископаемых и атомной промышленности.

8.4. Учение о биосфере

8.4.1. Геосферы Земли

Происхождение геосфер Земли. Возраст планеты Земля составляет около 4,6 млрд лет. В течение этого времени на Земле происходили процессы превращения и перемещения материи, в результате чего обра-

зовались оболочки, или геологические сферы (*геосферы*). Выделяют различные сферы Земли: ядро, мантию, земную кору, педосферу, литосферу, атмосферу, гидросферу, педосферу, биосферу, ноосферу и др.

Слои Земли имеют разный химический состав, что объясняют дифференциацией первичного вещества планеты. В ходе формирования планеты более тяжелые элементы (железо, никель и др.) «тонули» и образовали ядро, а относительно легкие (кремний, алюминий и др.) «всплывали» и сформировали земную кору. Одновременно из расплава выделялись газы, образовавшие атмосферу, и пары воды, которые сформировали гидросферу. В результате на Земле сложились условия, благоприятные для развития жизни. Живые организмы сформировали особую оболочку — биосферу. С возникновением человека биосфера вступает в новую стадию развития — ноосферу.

Атмосфера (от греч. *atmos* — пар) — сплошная воздушная оболочка Земли. Атмосфера окружает Землю до высоты 3 тыс. км. Она состоит из смеси газов и пылевидных частиц. В сухом чистом воздухе содержится 78% азота, 21 кислорода, 0,9 аргона, 0,03 углекислого газа и около 0,003% смеси неона, гелия, криптона, ксенона, оксидов азота, метана, водорода, паров воды и озона. На долю водяного пара приходится до 3% объема атмосферы. Большая часть пыли в составе атмосферы поднята с поверхности Земли, но также присутствует космическая и бактериальная пыль.

Состав и свойства атмосферы на разных высотах неодинаковы, поэтому ее подразделяют на *тропо-, страто-, мезо-, термо- и экзосферы*. Последние три слоя иногда рассматривают как *ионосферу*.

Гидросфера (от греч. *hudor* — вода) — прерывистая водная оболочка Земли. Включает в себя все океаны, моря, озера, реки, а также подземные воды, льды, снега полярных и высокогорных районов. Располагается между атмосферой и литосферой. Гидросферу делят на поверхностную и подземную. *Поверхностная гидросфера* — водная оболочка поверхностной части Земли. В ее состав входят воды океанов, морей, озер, рек, водохранилищ, болот, ледников, снежных покровов и др. Поверхностная гидросфера покрывает земную поверхность на 70,8%. *Подземная гидросфера* — включает воды, находящиеся в верхней части земной коры. Их называют подземными. Сверху подземная гидросфера ограничена поверхностью земли, нижнюю ее границу проследить невозможно, так как гидросфера очень глубоко проникает в толщу земной коры.

По отношению к объему земного шара общий объем гидросферы не превышает 0,13%. Основную часть гидросферы (96,53%) составляет Мировой океан. На долю подземных вод приходится 1,69% от обще-

го объема гидросферы, остальное — воды рек, озер и ледников. Более 98% всех водных ресурсов Земли составляют соленые воды океанов, морей и других источников, пресных вод — около 2%. Основная часть пресных вод сосредоточена в ледниках, воды которых пока используются очень мало. На долю остальной части пресных вод, пригодных для водоснабжения, приходится всего лишь 0,3% объема гидросферы.

Литосфера и внутреннее строение Земли. Во внутреннем строении Земли выделяют три основных слоя: земную кору, мантию и ядро.

Земная кора располагается в среднем до глубины 35 км (до 5—15 км под океанами и до 35—70 км под континентами). В состав земной коры входят все известные химические элементы. Преобладают O (49,1%), Si (26%), Al (7,4%), Fe (4,2%), Ca (3,3%), Na (2,4%), K (2,4%), Mg (2,4%).

Мантия располагается между земной корой и ядром и распространяется до глубины 2900 км. Здесь преобладают O, Si, Fe, Mg, Ni. Внутри мантии с глубины 50—100 км под океанами и 100—250 км под континентами начинается слой вещества по состоянию, близкому к плавлению, так называемая *астеносфера*. Земная кора вместе с верхним твердым слоем мантии над астеносферой образует внешнюю твердую оболочку земного шара *литосферу* (от греч. *lithos* — камень). Это относительно хрупкая оболочка. Она разбита глубинными разломами на крупные блоки — *литосферные плиты*, которые медленно перемещаются по астеносфере в горизонтальном направлении.

Ядро располагается ниже мантии на глубине от 2900 км до 6371 км. Оно состоит из Fe и Ni.

Педосфера (от лат. *pedis* — нога, стопа) — оболочка Земли, образуемая почвенным покровом; верхняя часть литосферы на суше. **Почва** — это поверхностный горизонт земной коры, образующий небольшой по мощности слой толщиной около 80—150 см с колебаниями от нескольких сантиметров до 2,5—3 м. Она формируется в результате взаимодействия факторов почвообразования: климата, организмов, почвообразующих пород, рельефа местности, возраста страны (времени), хозяйственной деятельности человека.

Вещество почвы представлено четырьмя физическими фазами: твердой (минеральные и органические частицы), жидкой (почвенный раствор), газообразной (почвенный воздух) и живой (организмы).

Важнейшее свойство почв — *плодородие* — способность удовлетворять потребность растений в элементах питания и воде, обеспечивать их корневые системы достаточным количеством тепла и воздуха для нормальной деятельности и создания урожая.

Наиболее значимыми с экологической точки зрения являются такие свойства и признаки почв, как мощность, гранулометрический со-

став, структура, сложение, плотность, влажность, состав почвенного раствора, его кислотность, буферность, содержание гумуса и др.

8.4.2. Структура биосферы

Биосфера (от греч. *bios* — жизнь) — оболочка Земли, состав, структура и свойства которой в той или иной степени определяются настоящей или прошлой деятельностью живых организмов.

Термин «биосфера» впервые применил Э. Зюсс (1875), понимавший ее как тонкую пленку жизни на земной поверхности, в значительной мере определяющую «лик Земли». Однако заслуга создания целостного учения о биосфере принадлежит В.И. Вернадскому, так как именно он развил представление о живом веществе как огромной геологической (биогеохимической) силе, преобразующей свою среду обитания. Большое влияние на В.И. Вернадского оказали работы В.В. Докучаева о почве как о естественно-историческом теле. Основы учения о биосфере, изложенные В.И. Вернадским в 1926 г. в книге «Биосфера» и разрабатывавшиеся им до конца жизни, сохраняют свое значение в современной науке.

Границы биосферы. Биосфера имеет определенные границы. Она занимает нижнюю часть атмосферы, верхние слои литосферы и всю гидросферу. Границы биосферы в большой степени условны. Обычно считают, что верхняя граница биосферы находится на высоте

22—24 км от поверхности Земли, где образуется озоновый экран. Здесь свободный кислород под влиянием солнечной радиации превращается в озон ($O_2 \rightarrow O_3$), который образует экран и отражает губительные для живых организмов космические излучения и частично ультрафиолетовые лучи. Нижняя граница биосферы проходит по литосфере на глубине 3—4 км, а по гидросфере по дну Мирового океана местами свыше 11 км. Более широкое распространение живых организмов ограничено лимитирующими факторами. Так, проникновению вверх препятствует космическое излучение, а проникновению вглубь — высокая температура земных недр.



Владимир Иванович Вернадский (1863—1945) — отечественный ученый, философ. Основатель геохимии, биогеохимии, радиогеохимии. Автор учений о биосфере и ноосфере.

Вещество биосферы. В.И. Вернадский рассматривал биосферу как область жизни, включающую наряду с организмами и среду их обитания. Он выделил в биосфере четыре типа веществ:

- 1) *живое вещество* — живые организмы, населяющие нашу планету;
- 2) *косное вещество* — неживые тела, образующиеся в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов (породы магматического и метаморфического происхождения, некоторые осадочные породы);
- 3) *биогенное вещество* — неживые тела, образующиеся в результате жизнедеятельности живых организмов (некоторые осадочные породы: известняки, мел и др., а также нефть, газ, каменный уголь, кислород атмосферы и др.);
- 4) *биокосное вещество* — биокосные тела, представляющие собой результат совместной деятельности живых организмов и геологических процессов (почвы, илы, кора выветривания и др.).

Распределение жизни в биосфере. Масса живого вещества составляет лишь 0,01% от массы всей биосферы. Тем не менее живое вещество биосферы — это главнейший ее компонент.

Важнейшее свойство живого вещества — способность к воспроизводству и распространению по планете. Живое вещество распространено в биосфере неравномерно: пространства, густо заселенные организмами, чередуются с менее заселенными территориями.

Наибольшая концентрация жизни в биосфере наблюдается на границах соприкосновения земных оболочек: атмосферы и литосферы (поверхность суши), атмосферы и гидросферы (поверхность океана), гидросферы и литосферы (дно океана) и особенно на границе трех оболочек — атмосферы, литосферы и гидросферы (прибрежные зоны). Эти места наибольшей концентрации жизни В.И. Вернадский назвал «пленками жизни». Вверх и вниз от этих поверхностей концентрация живой материи уменьшается.

В настоящее время по видовому составу на Земле преобладают животные (более 2 млн видов) над растениями (0,5 млн). В то же время запасы фитомассы составляют 99% запасов живой биомассы Земли. Биомасса суши в 1000 раз превышает биомассу океана. На суше биомасса и количество видов организмов в целом увеличиваются от полюсов к экватору.

8.4.3. Функции живого вещества

Живое вещество обеспечивает биогеохимический круговорот веществ и превращение энергии в биосфере. Основные геохимические функции живого вещества следующие:

1. **Энергетическая (биохимическая) функция** — связывание и запасаение солнечной энергии в органическом веществе, и последующее рассеивание энергии при потреблении и минерализации органического вещества. Эта функция связана с питанием, дыханием, размножением и другими процессами жизнедеятельности организмов.

2. **Газовая функция** — способность изменять и поддерживать определенный газовый состав среды обитания и атмосферы в целом. С газовой функцией связывают два переломных периода (точки) в развитии биосферы. Первая из них относится ко времени, когда содержание кислорода в атмосфере достигло примерно 1% от современного уровня (первая точка Пастера). Это обусловило появление первых аэробных организмов (способных жить только в среде, содержащей кислород). С этого времени восстановительные процессы в биосфере стали дополняться окислительными. Это произошло примерно 1,2 млрд лет назад. Второй переломный период связывают со временем, когда концентрация кислорода достигла примерно 10% от современной (вторая точка Пастера). Это создало условия для синтеза озона и образования озонового слоя в верхних слоях атмосферы, что обусловило возможность освоения организмами суши (до этого функцию защиты организмов от губительных ультрафиолетовых лучей выполняла вода, под слоем которой возможна была жизнь).

3. **Концентрационная функция** — «захват» из окружающей среды живыми организмами и накопление в них атомов биогенных химических элементов. Концентрационная способность живого вещества повышает содержание атомов химических элементов в организмах по сравнению с окружающей средой на несколько порядков. Содержание углерода в растениях в 200 раз, а азота в 30 раз превышает их уровень в земной коре. Содержание марганца в некоторых бактериях может быть в миллионы раз больше, чем в окружающей среде. Результат концентрационной деятельности живого вещества — образование залежей горючих ископаемых, известняков, рудных месторождений и т.п.

4. **Окислительно-восстановительная функция** — окисление и восстановление различных веществ с помощью живых организмов. Под влиянием живых организмов происходит интенсивная миграция атомов элементов с переменной валентностью (Fe, Mn, S, P, N и др.), создаются их новые соединения, происходит отложение сульфидов и минеральной серы, образование сероводорода и т.п.

8.4.4. Круговорот веществ и поток энергии в биосфере

Биосфера — открытая система. Ее существование невозможно без поступления энергии извне. Основная доля приходится на энергию Солнца.

В отличие от количества солнечной энергии количество атомов вещества на Земле ограничено. **Круговорот веществ** — многократное участие веществ в процессах, протекающих в атмосфере, гидросфере и литосфере, в том числе в тех слоях, которые входят в состав биосферы Земли — обеспечивает неисчерпаемость отдельных атомов химических элементов. При отсутствии круговорота, например, за короткое время был бы исчерпан основной «строительный материал» живого — углерод.

Биосфера Земли характеризуется определенным образом сложившимся круговоротом веществ и потоком энергии. Круговорот веществ осуществляется при непрерывном потоке солнечной энергии.

В зависимости от движущей силы, с определенной долей условности, внутри круговорота веществ можно выделить геологический, биологический и антропогенный круговороты. До возникновения человека на Земле осуществлялись только первые два.

Геологический круговорот — круговорот веществ, движущей силой которого являются экзогенные и эндогенные геологические процессы. Геологический круговорот веществ осуществляется без участия живых организмов.

Биологический круговорот — круговорот веществ, движущей силой которого является деятельность живых организмов. С появлением человека возник антропогенный круговорот или обмен веществ.

Антропогенный круговорот (обмен) — круговорот (обмен) веществ, движущей силой которого является деятельность человека. В нем можно выделить две составляющие: *биологическую*, связанную с функционированием человека как живого организма, и *техническую*, связанную с хозяйственной деятельностью людей (*техногенный круговорот, обмен*).

В отличие от геологического и биологического круговоротов веществ антропогенный круговорот веществ в большинстве случаев является незамкнутым. Поэтому часто говорят не об антропогенном круговороте, а об антропогенном обмене веществ. Незамкнутость антропогенного круговорота веществ приводит к *истощению природных ресурсов, загрязнению природной среды*. Именно они и являются основной причиной всех экологических проблем человечества.

Рассмотрим круговороты наиболее значимых для живых организмов веществ и элементов (рис. 8.12—8.15).

Круговорот воды между сушей и океаном через атмосферу относится к большому геологическому круговороту. Вода испаряется с поверхности Мирового океана и либо переносится на сушу, где выпадает в виде осадков, которые вновь возвращаются в океан в виде поверхностного и подземного стока, либо выпадает в виде осадков на поверхность океана. В круговороте воды на Земле ежегодно участвует более 500 тыс. км³

воды. **Круговорот воды** в целом играет основную роль в формировании природных условий на нашей планете. С учетом транспирации воды растениями и поглощения ее в биогеохимическом цикле весь запас воды на Земле распадается и восстанавливается за 2 млн лет.

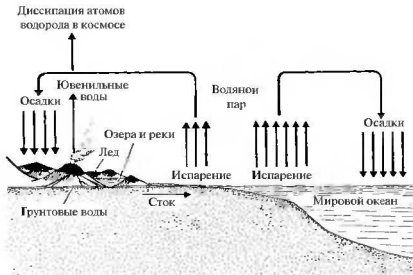


Рис. 8.12. Круговорот воды в биосфере

В процессе **круговорота углерода** продуценты улавливают углекислый газ из атмосферы и переводят его в органические вещества, консументы поглощают углерод в виде органических веществ с телами продуцентов и консументов низших порядков, редуценты минерализуют органические вещества и возвращают углерод в атмосферу в виде углекислого газа (CO_2). В Мировом океане круговорот углерода усложнен тем, что часть углерода, содержащегося в мертвых организмах, опускается на дно и накапливается в осадочных породах. Эта часть углерода выключается из биологического круговорота и поступает в геологический круговорот веществ.

Главным резервуаром биологически связанного углерода служат леса, они содержат до 500 млрд т этого элемента, что составляет $\frac{2}{3}$ его запаса в атмосфере. Вмешательство человека в круговорот углерода (сжигание угля, нефти, газа, дегумификация) приводит к возрастанию содержания CO_2 в атмосфере и развитию парникового эффекта.

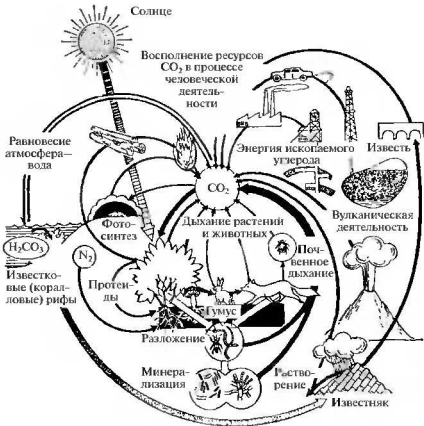


Рис. 8.13. Круговорот углерода в биосфере

Скорость круговорота CO_2 , т.е. время, за которое весь углекислый газ атмосферы проходит через живое вещество, составляет около 300 лет.

Круговорот кислорода главным образом происходит между атмосферой и живыми организмами. В основном свободный кислород (O_2) поступает в атмосферу в результате фотосинтеза зеленых растений, а потребляется в процессе дыхания животными, растениями, микроорганизмами и при минерализации органических остатков. Незначительное количество кислорода образуется из воды и озона под воздействием ультрафиолетовой радиации. Большое количество кислорода расходуется на окислительные процессы в земной коре, при извержении вулканов

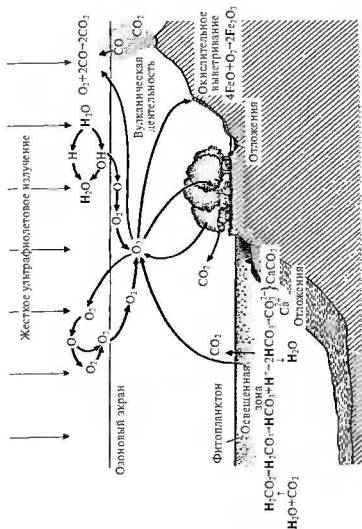


Рис. 8.14. Круговорот кислорода в биосфере

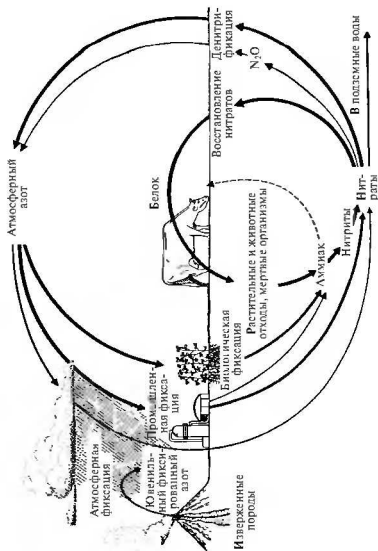


Рис. 8.15. Круговорот азота в биосфере

и т.д. Основная доля кислорода продуцируется растениями суши — почти $\frac{3}{4}$, остальная часть — фотосинтезирующими организмами Мирового океана. Скорость круговорота — около 2 тыс. лет.

Установлено, что на промышленные и бытовые нужды ежегодно расходуется 23% кислорода, который образуется в процессе фотосинтеза, и эта цифра постоянно возрастает.

Круговорот азота — сложный процесс. Запас азота (N_2) в атмосфере огромен (78% от ее объема). Однако растения поглощать свободный азот не могут, а только в связанной форме, в основном в виде NH_4^+ или NO_3^- . Свободный азот из атмосферы связывают азотфиксирующие бактерии и переводят его в доступные растениям формы. В растениях азот закрепляется в органическом веществе (в белках, нуклеиновых кислотах и пр.) и передается по цепям питания. После отмирания живых организмов редуценты минерализуют органические вещества и превращают их в аммонийные соединения, нитраты, нитриты, а также в свободный азот, который возвращается в атмосферу.

Нитраты и нитриты хорошо растворимы в воде и могут мигрировать в подземные воды и растения и передаваться по пищевым цепям. Если их количество излишне велико, что часто наблюдается при неправильном применении азотных удобрений, то происходит загрязнение вод и продуктов питания, что вызывает заболевания человека.

8.4.5. Биологическое разнообразие

Биосфера — система, характеризующаяся большим разнообразием. Это свойство обусловлено следующими причинами: разными средами жизни (водной, наземно-воздушной, почвенной, организменной); разнообразием природных зон, различающихся по климатическим, гидрологическим, почвенным, биотическим и другим свойствам; наличием регионов, различающихся по химическому составу (геохимические провинции); биологическим разнообразием живых организмов.

В настоящее время описано более 2,5 млн видов организмов. Однако их реальное число на Земле в несколько раз больше. Не учтены многие насекомые и микроорганизмы, особенно в тропических лесах, глубинных частях океанов и в других малоосвоенных местообитаниях. Кроме того, современный видовой состав — это лишь небольшая часть того видового разнообразия, которое принимало участие в процессах биосферы за период ее существования. Каждый вид имеет определенную продолжительность жизни (10—30 млн лет), поэтому число видов,

принимавших участие в эволюции биосферы, исчисляется сотнями миллионов. Считают, что к настоящему времени арену биосферы оставили более 95% видов.

Разнообразие обеспечивает возможность дублирования, подстраховки, замены одних звеньев другими, степень сложности и прочности пищевых и других связей. Поэтому разнообразие рассматривают как основное условие устойчивости любой экосистемы и биосферы в целом.

К сожалению, практически вся без исключения деятельность человека подчинена упрощению экосистем любого ранга. Сюда следует отнести и уничтожение отдельных видов или резкое уменьшение их численности и создание агроценозов на месте сложных природных систем. Например, полностью исчезли с лица земли степи как тип экосистем и ландшафтов, резко уменьшились площади лесов (до появления человека они занимали примерно 70% суши, а сейчас — не более 20—23%). Идет дальнейшее, невиданное по масштабам, уничтожение лесных экосистем, особенно наиболее ценных и сложных тропических, спрямление русел рек, создание промышленных районов и т.п.

Простые экосистемы с малым разнообразием удобны для эксплуатации, они позволяют в короткое время получить значительный объем нужной продукции (например, с сельскохозяйственных полей), но за это приходится рассчитывать на снижение устойчивости экосистем, их распадом и деградацией.

8.4.6. Ноосфера

Качественно новый этап развития биосферы наступил в современную эпоху, когда деятельность человека, преобразующая поверхность Земли, по своим масштабам стала соизмеримой с геологическими процессами. Как отмечал В. И. Вернадский, биогеохимическая роль человека за последнее столетие стала значительно превосходить роль других, даже наиболее активных в биогеохимическом отношении организмов. При этом использование природных ресурсов происходит без учета закономерностей развития и механизмов функционирования биосферы. В результате хозяйственной деятельности из биотического круговорота изымаются или существенно преобразуются большие территории (сведение и насаждение лесов, осушение болот, строительство городов, дорог, плотин, распашка целинных земель, создание водохранилищ и т.д.). Добыча полезных ископаемых, сжигание огромных количеств топлива, создание новых, не существовавших ранее в био-

сфере веществ, интенсифицируют круговорот веществ, изменяют состав и структуру составляющих его компонентов. Антропогенные воздействия на биосферу, принявшие глобальный характер (на Земле не осталось ни одного участка суши или моря, где нельзя было бы обнаружить следов деятельности человека), ставят под угрозу возможность поддержания гомеостаза в биосфере.

В 1944 г. В.И. Вернадский развил представление о переходе биосферы в ноосферу, т.е. в такое ее состояние, когда развитие биосферы будет управляться разумом человека.

Ноосфера (от греч. *noos* — разум) — оболочка Земли, преобразованная деятельностью человека, высшая стадия развития биосферы, когда разумная человеческая деятельность становится главным, определяющим фактором ее развития.

По убеждению В.И. Вернадского, биосфера вступает в новую стадию своего развития — стадию ноосферы. На этой стадии человек разумный выступает как геохимическая сила невиданного масштаба. Особенность этой силы — ее разумность.

Кроме понятия «ноосфера», часто употребляют такие понятия, как «антропосфера», «техносфера» и др.

Антропосфера — сфера Земли, где живет и куда временно проникает (с помощью спутников и т.п.) человечество. Понятие «антропосфера» употребляют для характеристики пространственного положения человечества и его хозяйственной деятельности.

Техносфера — часть биосферы (со временем, по-видимому, вся биосфера), преобразованная технической деятельностью человека. Понятие «техносфера» используют, когда хотят подчеркнуть вещественную сторону отношений человек — природа, а также то, что на настоящем этапе хозяйственная деятельность людей не настолько разумна, чтобы говорить о ноосфере.

Следует отметить, что единства в терминологии по данному вопросу нет. Понятие «ноосфера» является самым общим, а другие понятия используют, когда хотят оттенить тот или иной аспект.

Можно выделить ряд основных признаков превращения биосферы в ноосферу:

1) возрастание количества механически извлекаемого материала земной коры (рост разработки месторождений полезных ископаемых). Геохимическая деятельность человека становится сравнимой по масштабам с биологическими и геологическими процессами. В геологическом круговороте резко возрастает звено денудации,

2) массовое потребление (сжигание) продуктов фотосинтеза прошлых геологических эпох (нефти, газа, каменного угля и пр.). След-

ствием является усиление парникового эффекта и глобальное потепление климата;

3) рассеивание энергии, в отличие от ее накопления в биосфере до появления человека, результатом чего является энергетическое загрязнение биосферы;

4) образование в больших количествах веществ, ранее в биосфере отсутствовавших (чистые металлы, пластмассы и др.). В результате наблюдается химическое загрязнение биосферы — ее металлизация, загрязнение промышленными и другими отходами и т.д.;

5) создание, хотя и в ничтожно малых количествах, трансурановых химических элементов (плутония и др.). Освоение ядерной энергии за счет деления тяжелых ядер и (в обозримом будущем) термоядерной энергии за счет синтеза легких ядер. Возникает опасность теплового загрязнения биосферы и загрязнения радиоактивными отходами ядерной энергетики;

6) расширение границ ноосферы за пределы Земли в связи с научно-техническим прогрессом. Возникновение космонавтики обеспечило выход человека за пределы родной планеты.

Ноосфера в будущем займет большее пространство, чем биосфера до появления человека. Появляется принципиальная возможность для создания искусственных биосфер на других планетах.

8.5. Человек и биосфера

8.5.1. Важнейшие экологические проблемы современности

Загрязнение окружающей среды. Привнесение или проникновение в окружающую среду новых (обычно не характерных для нее) вредных химических, физических, биологических агентов приводит к ее загрязнению. Загрязнение может возникать в результате естественных причин (природных) или под влиянием деятельности человека (антропогенное загрязнение).

Загрязнение окружающей среды может быть *физическое* (тепловое, радиоактивное, шумовое, электромагнитное, световое и др.), *химическое* (тяжелые металлы, пестициды, синтетические поверхностно-активные вещества — СПАВ, пластмассы, аэрозоли, deterгенты и др.) и *биологическое* (патогенные микроорганизмы и др.).

Помимо влияния на круговорот веществ, человек оказывает воздействие на энергетические процессы в биосфере. Наиболее опасно

тепловое загрязнение биосферы, связанное с использованием ядерной и термоядерной энергии. Кроме вещественного и энергетического загрязнения в настоящее время говорят об информационном загрязнении окружающей среды.

Парниковый эффект и глобальное потепление климата. Разогрев нижних слоев атмосферы, вследствие способности атмосферы пропускать коротковолновую солнечную радиацию, но задерживать длинноволновое тепловое излучение земной поверхности, вызывает парниковый (тепличный, оранжерейный) эффект (рис. 8.16). Водяной пар задерживает около 60% теплового излучения Земли и углекислый газ — до 18%. В отсутствие атмосферы средняя температура земной поверхности была бы -23°C , а в действительности она составляет $+15^{\circ}\text{C}$.

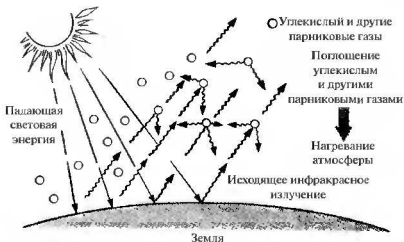


Рис. 8.16. Механизм формирования парникового эффекта

Парниковому эффекту способствует поступление в атмосферу антропогенных примесей (диоксида углерода, метана, фреонов, оксида азота и др.). За последние 50 лет содержание углекислого газа в атмосфере возросло с 0,027 до 0,036%. Это привело к повышению среднегодовой температуры на планете на $0,6^{\circ}\text{C}$. Существуют модели, согласно которым, если температура приземного слоя атмосферы поднимется еще на $0,6\text{--}0,7^{\circ}\text{C}$, произойдет интенсивное таяние ледников Антарктиды и Гренландии, что приведет к повышению уровня воды в океанах и затоплению до 5 млн km^2 низменных, наиболее густо заселенных равнин.

Отрицательные для человечества последствия парникового эффекта заключаются в повышении уровня Мирового океана в результате

таяния материковых и морских льдов, теплового расширения океана и т.п. Это приведет к затоплению приморских равнин, усилению абразионных процессов, ухудшению водоснабжения приморских городов, деградации мангровой растительности и т.п. Увеличение сезонного протаивания грунтов в районах с вечной мерзлотой создаст угрозу дорогам, строениям, коммуникациям, активизирует процессы заболачивания, термокарста и т.д.

Положительные для человечества последствия парникового эффекта связаны с улучшением состояния лесных экосистем и сельского хозяйства. Повышение температуры приведет к увеличению испарения с поверхности океана, это вызовет возрастание влажности климата, что особенно важно для аридных (сухих) зон. Повышение концентрации углекислого газа увеличит интенсивность фотосинтеза, а значит, продуктивность диких и культурных растений.

Разрушение озонового слоя. Слой атмосферы с наибольшей концентрацией озона (O_3) на высоте 20—25 (22—24) км называют *озоновым слоем (озоносферой)*. Содержащееся в озоновом слое количество озона невелико: в приземных условиях атмосферы (при давлении 760 мм рт. ст. и температуре +20 °C) он образовал бы слой толщиной всего 3 мм. В атмосфере озон образуется из кислорода под действием ультрафиолетового излучения (рис. 8.17).



Рис. 8.17. Образование озона

«Озоновая дыра» — значительное пространство в озоносфере планеты с заметно пониженным (до 50% и более) содержанием озона. Считается, что основная причина возникновения «озоновых дыр» — значительное содержание в атмосфере фреонов (хлорфторуглеро-

дов) — высоколетучих, химически инертных у земной поверхности веществ, широко применяемых в производстве и быту в качестве хладагентов (холодильники, кондиционеры, рефрижераторы), пенообразователей и распылителей (аэрозольные упаковки). Фреоны, поднимаясь в верхние слои атмосферы, подвергаются фотохимическому разложению с образованием окиси хлора, интенсивно разрушающей озон.

Истощение озонового слоя в атмосфере Земли приводит к увеличению потока ультрафиолетовых лучей на земную поверхность. Ультрафиолетовые лучи в небольших дозах необходимы живым организмам (стимуляция роста и развития клеток, бактерицидное действие, синтез витамина D и т.д.), в больших дозах губительны из-за способности вызывать раковые заболевания и мутации.

Кислотные дожди. Кислотный дождь (или снег) представляет собой подкисленный до $\text{pH} < 5,6$ раствор из-за попадания в атмосферную влагу антропогенных выбросов (оксиды серы, оксиды азота, хлороводород, сероводород и др.).

Отрицательное действие кислотных дождей на растительность проявляется как в прямом биоцидном воздействии, так и в косвенном через снижение pH почв. Выпадение кислотных дождей приводит к ухудшению состояния и гибели целых лесных массивов, а также снижению урожайности многих сельскохозяйственных культур. Кроме того, отрицательное действие кислотных дождей проявляется в закислении пресноводных водоемов. Снижение pH воды вызывает сокращение запасов промысловой рыбы, деградацию многих видов организмов и всей водной экосистемы, а иногда и полную биологическую гибель водоема. Негативные последствия кислотных дождей зафиксированы в Канале, США, Европе, России, Украине, Белоруссии и других странах.

Деградация почвенного покрова. Ухудшение качества почвы в результате снижения плодородия приводит к деградации. К явлениям деградации почв относят следующие:

- 1) *дегумификация почв* (потеря почвами гумуса);
- 2) *промышленная эрозия почв* (отчуждение почв городами, поселками, дорогами, линиями электропередач и связи, трубопроводами, карьерами, водохранилищами, свалками и т.д.);
- 3) *водная и воздушная эрозия (дефляция) почв* (разрушение верхних слоев почвы под действием воды и ветра);
- 4) *вторичное засоление почв* (результат неправильного орошения минерализованными или пресными водами);
- 5) *затопление, разрушение и засоление почв водами водохранилищ* (затопление пойменных и надпойменных террас, подъем уровня грунтовых вод и подтопление почв, абразия берегов и засоление дельт);

б) *загрязнение почв промышленное, сельскохозяйственное, радиоактивное и др.*

Деградация растительного покрова. К деградации растительного покрова ведут следующие антропогенные факторы:

1) *прямое уничтожение* в ходе использования (рубка лесов, выкашивание, сбор с различными целями, стравливание домашними животными), при создании водохранилищ, в ходе открытых разработок ископаемых, при пожарах, в процессе распашки новых угодий;

2) *ухудшение условий жизни* растений при орошении, осушении, засолении почв, изменении гидрологии водоемов, загрязнении среды токсичными химическими веществами и элементами, попадании вредных организмов (возбудителей болезней, конкурентов) и др.

В «Красную книгу» занесено более 603 видов редких высших растений. Среди них водяной орех, альдроваида, железное дерево, шелковая акация, дуб каштанолистный, самшит гирканский, платан пальчатолостный, туранга, фисташка, тис, палуб и др.

Деградация животного мира. К сокращению или уничтожению видов животных ведут следующие антропогенные факторы:

1) *прямое уничтожение* в результате промысла животных, добываемых ради меха, мяса, жира и прочих продуктов, при применении химических веществ для борьбы с вредителями сельского хозяйства (при этом часто гибнут не только вредители, но и полезные для человека животные);

2) *ухудшение условий жизни* животных в результате вырубki лесов, распашки степей, осушения болот, сооружения плотин, строительства городов, загрязнения атмосферы, воды, почвы и т.д.

К числу вымерших животных относят: тура, тарпана, морскую (стеллерова) корову, бескрылую гагарку, очкового (стеллерова) баклана, голубую лошадиную антилопу, зебру кваггу, нелетающего голубя дронта и др.

8.5.2. Охрана природы и рациональное природопользование

Ухудшение состояния окружающей природной среды в процессе взаимодействия человеческого общества и природы вызывает необходимость рационализации природопользования и охраны природы.

Рациональное природопользование — хозяйственная деятельность человека, обеспечивающая экономное использование природных ресурсов и условий, их охрану и воспроизводство с учетом не только настоящих, но и будущих интересов общества.

Охрана природы (окружающей природной среды) — система мероприятий по оптимизации взаимоотношений человеческого общества

и природы. В природоохранной деятельности различают охрану атмосферы, вод, недр, почв, растительности, животного мира.

Экологический кризис и экологическая катастрофа. Несбалансированные взаимоотношения общества и природы, т.е. нерациональное природопользование, часто приводят к экологическому кризису и даже экологической катастрофе. При этом кризис — обратимое явление, в котором человек выступает активно действующей стороной, катастрофа — необратимое явление, здесь человек уже лишь пассивная, страдающая сторона. Экологический кризис и экологическая катастрофа в зависимости от масштаба могут быть локальными, региональными и глобальными.

Козволюция общества и природы. Для предотвращения глобальной экологической катастрофы взаимоотношения человеческого общества и природы должны перестроиться в направлении их козволюции. Козволюция общества и природы подразумевает их совместную, взаимосвязанную эволюцию. Однако эволюция в природе идет более медленно, чем социальная и научно-техническая эволюция общества, поэтому природа не успевает приспосабливаться к антропогенным изменениям. Общество должно сознательно ограничить свое воздействие на природу, чтобы сохранить возможность дальнейшей козволюции. Такое совместное развитие общества и природы, обеспечивающее козволюцию, называют устойчивым.

Особо охраняемые природные территории (ООПТ). В пределах этих территорий (или акваторий) запрещено их хозяйственное использование, поддерживается их естественное состояние для сохранения экологического равновесия.

В зависимости от строгости охраны различают:

- 1) государственные природные заповедники (в том числе биосферные);
- 2) национальные парки, природные парки;
- 3) государственные природные заказники;
- 4) памятники природы;
- 5) дендрологические парки и ботанические сады. В России в 1997 г. насчитывалось 95 заповедников, в том числе 11 биосферных (1,53% территории страны), 33 национальных парка (0,39%). более 1600 заказников, 8 тыс. памятников природы.

Мониторинг окружающей среды (экологический мониторинг). Мониторинг представляет собой систему наблюдения, оценки и прогнозирования состояния окружающей человека природной среды. Конечная цель экологического мониторинга — оптимизация отношений человека с природой, экологическая ориентация хозяйственной деятельности.

В зависимости от масштабов наблюдения различают мониторинг *глобальный* (слежение за развитием общемировых биосферных процессов и явлений, например за состоянием озонового слоя, изменением климата), *региональный* (слежение за природными и антропогенными процессами и явлениями в пределах какого-то региона, например за состоянием озера Байкал) и *локальный* (мониторинг в пределах небольшой территории, например контроль за состоянием воздуха в городе).

В зависимости от степени выраженности антропогенного воздействия различают мониторинг *импактный* (слежение за антропогенными воздействиями в особо опасных зонах) и *фоновый* (слежение за природными явлениями и процессами, протекающими в естественной обстановке, без антропогенного влияния, осуществляется на базе биосферных заповедников).

Экологизация сознания. На рубеже II и III вв. н.э. в мышлении человека и его практической деятельности происходит смена парадигмы — экономические приоритеты заменяются экологическими. Господствовавший вплоть до конца XX в. экономический императив все чаще заменяется экологическим. Именно от того, сможет ли человечество в ближайшее время добиться разумного сочетания экономических и экологических интересов, зависит его будущее.

Тип экологического сознания отражает существующие на данный момент представления о взаимоотношениях человека и природы и определяет поведение людей при их взаимодействии с природой. Можно выделить два основных типа экологического сознания: антропоцентризм и экоцентризм.

Антропоцентризм основывается на представлениях о «человеческой исключительности», противопоставлении человека природе. Основные особенности антропоцентризма следующие:

- 1) противопоставление человека как высшей ценности природе как его собственности;
- 2) восприятие природы как объекта одностороннего воздействия человека;
- 3) прагматический характер мотивов и целей взаимодействия с природой.

Экоцентризм основывается на понимании необходимости коэволюции человека и биосферы. Экоцентризм характеризуют следующие основные особенности:

- 1) ориентированность на экологическую целесообразность, отсутствие противопоставления человека природе;
- 2) восприятие природных объектов как полноправных субъектов, партнеров по взаимодействию с человеком;

3) баланс прагматического и непрагматического взаимодействия с природой.

В настоящее время единственный способ не допустить перерастания глобального экологического кризиса в катастрофу — переход от антропоцентрического типа общественного сознания к эконоцентрическому.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое экология? Какие задачи она решает?
2. Какие существуют среды обитания живых организмов?
3. Как классифицируют экологические факторы? Каковы основные закономерности их действия?
4. Охарактеризуйте основные экологические факторы.
5. Что такое популяция? Охарактеризуйте основные статические и динамические показатели популяции.
6. Что понимают под гомеостазом популяции? Какие способы регулирования численности популяции использует человек?
7. Дайте определения понятий «биоценоз», «биотоп», «биогеоценоз», «экосистема». Какова разница между понятиями «биогеоценоз» и «экосистема»?
8. Какие различают типы взаимоотношений между организмами? Приведите примеры.
9. Какие функциональные группы организмов выделяют в экосистеме?
10. Что такое экологическая пирамида? Какие они бывают?
11. Что такое сукцессии? Когда и почему они происходят?
12. Приведите примеры природных и антропогенных экосистем. Каковы отличия между ними?
13. Что такое биосфера? Каковы ее границы?
14. Какие функции в биосфере выполняет живое вещество?
15. Что такое ноосфера? Перечислите основные признаки превращения биосферы в ноосферу.
16. Назовите важнейшие экологические проблемы современности и пути их преодоления.

БИОНИКА. BIOTEХНОЛОГИЯ

9.1. Бионика

Бионика (от греч. *биол* — элемент жизни, ячейка жизни, букв. — живущий) — одно из направлений биологии и кибернетики, изучающее особенности строения и жизнедеятельности организмов с целью создания более совершенных технических систем или устройств, характеристики которых приближаются к характеристикам живых систем. Достижения бионики используются для усовершенствования существующих и создания принципиально новых машин, приборов, строительных конструкций, технологических процессов и т.д.

С давних времен изобретатели обращали внимание на различные явления природы и использовали эти наблюдения для решения различных технических задач. Очень часто самые сложные задачи природа решает наиболее простыми путями. Это объясняется тем, что в процессе длительного естественного отбора живая природа тысячами совершенствовала и оттачивала свои системы. В жестокой борьбе за существование выживали и давали потомство только самые совершенные формы организмов.

Человек научился у природы многому. Очень давно — сотни лет назад — строение глазного хрусталика натолкнуло ученых на мысль об использовании линз, изготовленных из хрустала или стекла, для увеличения изображения. Изучение электричества было начато с исследования так называемого «животного электричества». Опыты с лягушкой привели к созданию гальванических элементов — химических источников электрической энергии. Исследование тока крови в капиллярных сосудах привело к открытию закона течения жидкости в тонких трубках. Строение крыла птиц используется в самолетостроении. Исследование аэродинамических свойств птиц и насекомых, гидродинамических характеристик головоногих моллюсков, рыб, китообразных используется в авиа- и судостроении. Реактивное движение, свойственное головоногим моллюскам, применяется в реактивных самолетах и космических ракетах. Изучение устройства листьев, имеющих ребристую структуру, подсказало архитекторам так называемые «складчатые конструкции», имеющие во много раз большую прочность, чем гладкие.

Во второй половине XX в. поиск новых идей в мире живой природы для решения научных и технических задач принял регулярный системный характер и оформился в новую науку — бионику.

В настоящее время для решения задач бионики необходимо изучать:

- 1) способы переработки информации в нервной системе;
- 2) особенности строения и функционирования органов чувств;
- 3) принципы и системы навигации, ориентации и локации, используемые животными;
- 4) особенности строения природных конструкций и защитных оболочек, обладающих особой прочностью;
- 5) биоэнергетические процессы с высоким коэффициентом полезного действия;
- 6) принципы, позволяющие достичь высокой надежности и устойчивости биологических систем;
- 7) компенсаторные функции организмов и их способность к адаптации;
- 8) принципы кодирования, передачи и обмена информацией на различных уровнях организации биологических систем и т.д.

Таким образом, достижения бионики очень важны для человека, направления ее исследований постоянно расширяются и имеют огромные перспективы.

9.2. Биотехнология: микробиологический синтез, клеточная и генная инженерия

Биотехнология — методы и приемы получения полезных для человека продуктов и явлений с помощью живых организмов (бактерий, дрожжей и др.) — открывает новые возможности для селекции. Основные направления биотехнологии:

- 1) **микробиологический синтез** — использование микроорганизмов для получения белков, ферментов, органических кислот, лекарственных препаратов и других веществ. Благодаря селекции удалось вывести микроорганизмы, которые вырабатывают нужные человеку вещества в количествах, в десятки, сотни и тысячи раз превышающих потребности самих микроорганизмов. С помощью микроорганизмов получают лизин (аминокислоту, не образующуюся в организме животных; ее добавляют в растительную пищу), органические кислоты (уксусную, лимонную, молочную и др.), витамины, антибиотики и т.д.;

2) **клеточная инженерия** — выращивание клеток вне организма на специальных питательных средах, где они растут и размножаются, образуя культуру ткани. Из клеток животных нельзя вырастить организм, а из растительных можно. Так получают и размножают ценные сорта растений. Клеточная инженерия позволяет проводить гибридизацию (слияние) как половых, так и соматических клеток. Гибридизация половых клеток позволяет проводить оплодотворение «в пробирке» и имплантацию оплодотворенной яйцеклетки в материнский организм. Гибридизация соматических клеток делает возможным создание новых сортов растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды;

3) **генная инженерия** — искусственная перестройка генома — позволяет встраивать в геном организма одного вида гены другого вида. Так, введя в генотип кишечной палочки соответствующий ген человека, получают гормон инсулин.

В настоящее время человечество вступило в эпоху конструирования генотипов клеток.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое бионика? Почему возникло это научное направление?
2. Приведите примеры «изобретений» природы, которые использует человек для решения конструкторских задач.
3. В каких направлениях ведутся исследования для решения задач бионики?
4. Что такое биотехнология? Охарактеризуйте ее основные направления.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Вклад некоторых ученых в развитие биологии¹

Авиценна (Ибн Сина) (ок. 980—18.04.1037) — среднеазиатский ученый Средневековья; философ, естествоиспытатель, врач, математик и поэт; внес много ценного в медицину, биологию, ботанику, агрономию, химию, математику и астрономию.

Анохин П.К. (26.01.1898—06.03.1974) — отечественный физиолог; основные научные исследования были посвящены изучению нейрофизиологических механизмов высшей нервной деятельности; создал теорию функциональных систем, нейрофизиологических механизмов эмоций, мотиваций, сна и памяти; один из основателей отечественной нейрокибернетики.

Аристотель (384—322 до н.э.) — древнегреческий философ и ученый-энциклопедист; создал первую естественную классификацию животных, описал около 500 видов животных, заложил основы описательной и сравнительной анатомии; допускал возможность самозарождения организмов, высказал идею о единстве природы и постепенности перехода от неживых тел к растениям и от растений к животным, создал учение о биологической целесообразности, однако был далек от понимания движущих сил эволюции живой природы.

Бойль Р. (25.01.1627—31.12.1691) — английский физик и химик; осуществил экологический эксперимент.

Бэр К.М. (28.02.1792—28.11.1876) — отечественный естествоиспытатель; впервые описал яйцеклетку млекопитающих; основоположник эмбриологии; наибольшую известность получили его исследования по эмбриологии позвоночных.

Бюффон Ж.Л.Л. (07.09.1707—16.04.1788) — французский естествоиспытатель; основные идеи посвящены изменчивости видов и единстве животного и растительного мира; по его мнению, организмы, имеющие общих предков, претерпевают изменения под воздействием окружающей среды в течение длительного времени.

Вавилов Н.И. (25.11.1887—26.01.1943) — отечественный ботаник, генетик и селекционер; установил центры происхождения культурных растений, сформулировал закон гомологических рядов растений.

Вайнберг В. (1862—1937) — немецкий врач; изучал закономерности популяционной генетики.

¹ По А.А. Кириленко (2009).

- Везалий А.** (31.12.1514—15.10.1564) — итальянский естествоиспытатель эпохи Возрождения; основные работы посвящены нормальной анатомии человека; предложил новые методы секции человеческого тела, детально описал скелет человека; основоположник современной анатомии.
- Вейсман А.** (17.01.1834—05.11.1914) — немецкий зоолог и теоретик эволюционного учения; основные работы посвящены вопросам наследственности и индивидуального развития.
- Вернадский В.И.** (12.03.1863—06.01.1945) — отечественный минералог, геохимик, биогеохимик; основоположник учения о биосфере и ноосфере.
- Вирхов Р.** (13.10.1821—15.09.1902) — немецкий естествоиспытатель, медик, анатом и патолог; основные работы посвящены созданию теории клеточной патологии; автор знаменитой формулы «всякая клетка из клетки».
- Гай Плиний Старший** (23 н.э. — 24.08.79 н.э.) — римский писатель, государственный и военный деятель; автор сочинений по военному делу, риторике, филологии, истории и труда «Естественная история», в котором он отобразил представления древнегреческих и римских ученых о мироздании, привел сведения по астрономии, физической географии, метеорологии, этнографии, антропологии, зоологии, ботанике, сельскому и лесному хозяйству, медицине, минералогии, металлургии и др.
- Гален К.** (129 н.э. — ок. 201 н.э.) — римский врач и естествоиспытатель; создал первую концепцию о движении крови, изучал особенности пульса, предложил способы предупреждения, диагностики и лечения многих заболеваний; заложил основы рационального питания; основоположник экспериментальной медицины и анатомии.
- Гарвей У.** (01.04.1578—03.04.1657) — английский врач, анатом, физиолог и эмбриолог; открыл круги кровообращения, сформулировал теорию эпигенеза; автор формулы «всё (живое) — из яйца»; основоположник экспериментальной физиологии и эмбриологии.
- Гаузе Г.Ф.** (27.12.1910—02.05.1986) — отечественный микробиолог; основные научные работы посвящены изысканию антибиотиков и выяснению механизмов их действия на молекулярном уровне.
- Геккель Э.** (16.02.1834—09.08.1919) — немецкий естествоиспытатель; разработал теорию происхождения многоклеточных живых организмов и сформулировал биогенетический закон, устанавливающий связи между онто- и филогенезом.
- Гиппократ** (460—377 до н.э., по другим данным 356 до н.э.) — древнегреческий врач; основоположник медицины; подробно описал

четыре основных типа психоконституции людей (сангвиник, холерик, флегматик, меланхолик); предложил и усовершенствовал способы перевязки ран; сформулировал моральные нормы поведения врача («Клятва Гиппократова»).

Грю Н. (26.09.1641—25.03.1712) — английский ботаник и врач; основные научные работы посвящены вопросам строения и пола растений; проводил микроскопические исследования корня, стебля, листьев, плодов, семян и др.; ввел в ботанику понятия «ткань» и «паренхима»; впервые описал устьица; один из основоположников анатомии растений.

Гук Р. (18.07.1635—03.03.1703) — английский естествоиспытатель; усовершенствовал микроскоп; изучая под микроскопом тонкий срез пробки, обнаружил, что вся она пронизана отверстиями, или порами, которые он впервые назвал клетками; автор классической работы по анатомии растений; сделал открытия в области физики (закон Гука) и астрономии.

Дарвин Ч.Р. (12.02.1809—19.04.1882) — английский естествоиспытатель; основоположник материалистического учения об историческом развитии органического мира (эволюционного учения).

Декарт Р. (31.03.1596—11.02.1650) — французский философ, физик, математик и естествоиспытатель; основные работы в области биологии и физиологии посвящены исследованию структуры и функций организма, впервые разработал теоретическую схему безусловного рефлекса, предложил ряд механистических теорий для объяснения боли, голода, жажды, памяти.

Де Фриз Г. (16.02.1848—21.05.1935) — голландский ботаник и генетик; разработал мутационную теорию, предложил термин «мутация».

Дженнер Э. (17.05.1749—26.01.1823) — английский врач; основоположник оспопрививания.

Докучаев В.В. (01.03.1846—08.11.1903) — отечественный почвовед; сформулировал понятие о почве как особом естественно-историческом теле, возглавил работы по составлению почвенной карты европейской части России и по исследованию черноземов страны.

Долло Л. (07.12.1857—19.04.1931) — бельгийский палеонтолог; сформулировал закон необратимости эволюции.

Ивановский Д.И. (09.11.1864—20.04.1920) — отечественный физиолог растений и микробиолог; выработал первые представления о природе вирусов, предложил методы борьбы с мозаичной болезнью табака.

Иоганнсен В.Л. (03.02.1857—11.11.1927) — датский генетик; основные работы посвящены генетике и селекции растений; создал учение о чистых линиях; ввел термины «ген», «генотип» и «фенотип».

- Карпеченко Г.Д.** (03.05.1899—15.09.1942) — отечественный цитогенетик; основные научные исследования посвящены проблемам межродовой гибридизации; разработал способ получения плодовых отдаленных гибридов методом амфилоидии; создатель знаменитых капустно-редечных гибридов.
- Ковалевский А.О.** (19.09.1840—22.11.1901) — отечественный биолог-эволюционист; основные работы посвящены сравнительной эмбриологии и физиологии беспозвоночных животных, основатель филогенетической теории зародышевых листков.
- Ковалевский В.О.** (14.08.1842—28.04.1883) — отечественный палеонтолог; установил филогенетические ряды копытных животных.
- Кох Р.** (11.12.1843—27.05.1910) — немецкий микробиолог; открыл возбудителей сибирской язвы, туберкулеза, холеры, чумы рогатого скота, бубонной чумы и сонной болезни; впервые выделил чистую культуру возбудителя столбняка; выяснил этиологию туберкулеза.
- Кребс Х.А.** (25.08.1900—22.11.1981) — английский биохимик; основные научные работы посвящены изучению обмена веществ в организме; исследовал тканевой азотистый обмен, клеточное дыхание и свойства ферментов.
- Крик Ф.Х. К.** (08.06.1916—28.07.2004) — английский физик; основные научные работы посвящены изучению структуры нуклеиновых кислот, предложил совместно с Д. Уотсоном модель ДНК в виде двойной спирали, объяснил процесс репликации ДНК, установил основные принципы генетического кода.
- Кювье Ж.** (23.08.1769—13.05.1832) — французский зоолог; научные работы относятся к сравнительной анатомии, палеонтологии и систематике животных; в основу своих исследований положил принцип «корреляции органов».
- Ламарк Ж.Б.** (01.08.1744—18.12.1829) — французский естествоиспытатель; основные работы посвящены созданию теории исторического развития живой природы; разработал классификацию и систематику растений; впервые разделил всех животных на две группы — позвоночные и беспозвоночные; сформулировал положение о роли среды в возникновении многообразия форм живых существ; изложил свое эволюционное учение.
- Левенгук А.** (24.10.1632—26.08.1723) — голландский естествоиспытатель, микроскопист, оптик; получил линзы, дающие увеличение в 300 раз; впервые описал и зарисовал простейших, плесневые грибы, части тела насекомых; открыл сперматозоиды, бактерии и др.
- Леонардо да Винчи** (15.04.1452—02.05.1519) — итальянский художник и естествоиспытатель эпохи Возрождения; изучал анатомию, раз-

работал методику препарирования головного мозга и применил метод инъекции его желудочков расплавленным воском; создал уникальную коллекцию анатомических рисунков, подробно описал скелет и внутренние органы человека и др.

Либих Ю. (12.05.1803—18.04.1873) — немецкий химик и агрохимик; предложил методы количественного химического анализа для исследования биологических систем, автор «закона минимума».

Линней К. (23.05.1707—10.01.1778) — шведский натуралист; создал систему классификации растительного и животного мира; ввел бинарную номенклатуру (вид обозначается двумя латинскими названиями — родовым и видовым); но, с точки зрения современной науки, его система растений и животных была искусственной, так как основана на небольшом числе произвольно взятых признаков и не отражает действительного родства между разными формами.

Лукияненко П.П. (09.06.1901—13.06.1973) — отечественный растениевод и селекционер; основные научные работы посвящены разработке теоретических основ и методов селекции зерновых культур; предложил несколько схем ускоренной селекции.

Луний Н.И. (01.02.1853—18.06.1937) — отечественный педиатр и биохимик; открыл витамины, основоположник учения о витаминах.

Мальпиги М. (10.03.1628—30.11.1694) — итальянский биолог и врач; основные научные работы посвящены микроскопической анатомии животных и растений; его именем названы открытые им органы и структуры, например, мальпигиевы сосуды.

Мендель Г.И. (22.07.1822—06.01.1884) — австрийский монах; основоположник учения о наследственности; открыл и обосновал основные закономерности наследственности — расщепления и комбинирования наследственных факторов.

Мечников И.И. (15.05.1845—16.07.1916) — отечественный биолог и патолог; открыл явление фагоцитоза; основоположник отечественной микробиологии.

Мичурин И.В. (27.10.1855—07.06.1935) — отечественный биолог; основные работы посвящены селекции плодовых и ягодных культур, разработке теории отдаленной гибридизации, отбора и управления развитием гибридов, предложил и широко использовал новые методы селекции: ментора, оценки и отбора сеянцев, ускорения селекционного процесса и др.

Морган Т.Х. (25.09.1866—04.12.1945) — американский биолог и генетик; основоположник хромосомной теории; открыл закон сцепленного наследования признаков.

- Морозов Г.Ф.** (07.01.1867—09.05.1920) — отечественный лесовод; основоположник современного учения о лесе как биогеоценотическом, географическом и историческом явлении.
- Мюллер Ф.** (31.03.1821—21.05.1897) — немецкий зоолог и эмбриолог; выяснил закономерные связи между индивидуальным и историческим развитием животных; наряду с Э. Геккелем является автором биогенетического закона.
- Навашин С.Г.** (14.12.1857—10.12.1930) — отечественный ботаник и цитолог; открыл двойное оплодотворение у покрытосеменных растений.
- Нёбели К.В.** (27.3.1817—10.05.1891) — немецкий ботаник; автор исследований по истории развития низших растений, онтогенезу и строению ряда водорослей, систематике и физиологии грибов и бактерий; открыл сперматозоиды и антеридии у папоротников; одним из первых применил математические методы в ботанике.
- Опарин А.И.** (02.03.1894—21.04.1980) — отечественный биохимик; сформулировал естественно-научную теорию происхождения жизни на Земле.
- Павлов И.П.** (26.09.1849—27.02.1936) — отечественный физиолог; основные работы посвящены изучению физиологии кровообращения, пищеварения и высшей нервной деятельности; создал учение о типах высшей нервной деятельности, двух сигнальных системах и динамическом стереотипе.
- Парацельс Т.** (24.11.1493—24.09.1541) — врач эпохи Возрождения; изучал терапевтическое действие различных химических элементов; проводил многочисленные опыты на людях и животных; выделял лекарственные вещества из растений, разработал методы лечения инфекционных болезней (сифилиса — ртутью, сапа — мышьяковыми препаратами и др.).
- Пастер Л.** (27.12.1822—28.09.1895) — французский микробиолог и химик; основоположник микробиологии; показал невозможность самозарождения микроорганизмов, разработал способ обеззараживания пищевых продуктов (пастеризация) и методы предохранительных прививок.
- Пирогов Н.И.** (26.11.1810—05.12.1881) — отечественный хирург и педагог; заложил основы топографической анатомии и оперативной хирургии; впервые применил гипсовую повязку, эфирный наркоз при хирургическом лечении; основоположник военно-полевой хирургии.
- Пуркинье Я.Э.** (17.12.1787—28.07.1869) — чешский биолог, медик, просветитель; создал прибор для количественного измерения поля

зрения, определил значение хрусталика; внес большой вклад в учение о клеточном строении животных организмов; ввел термин «протоплазма».

Редн Ф. (18.02.1626—01.03.1698) — итальянский врач и естествоиспытатель; впервые представил экспериментальные доказательства несостоятельности учения о самозарождении организмов.

Рулье К.Ф. (20.04.1814—10.04.1858) — отечественный естествоиспытатель, биолог-эволюционист; основные научные исследования посвящены биологии и экологии животных, палеонтологии и геологии; основоположник отечественной экологии и эволюционной палеонтологии.

Северцов А.Н. (29.09.1866—19.12.1936) — отечественный зоолог; установил четыре основных направления биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация, ценогенез, общая дегенерация; автор учения о типах филогенетических изменений органов и функций, о филогенетических корреляциях.

Сеченов И.М. (13.08.1829—15.11.1905) — отечественный естествоиспытатель и физиолог; основные работы посвящены общей физиологии, электрофизиологии, физиологии центральной нервной системы и психофизиологии; открыл химическое соединение гемоглобина с углекислым газом и объяснил дыхательную функцию крови; основоположник отечественной физиологии; установил основные закономерности рефлекторной деятельности живых организмов.

Скрябин К.И. (07.12.1878—17.10.1972) — отечественный гельминтолог; основные работы посвящены общей и частной гельминтологии (учение о паразитических червях); разработал и внедрил в практику многочисленные инструкции по борьбе с гельминтами.

Спалланцани Л. (12.01.1729—12.02.1799) — итальянский биолог; экспериментально доказал ошибочность теории самозарождения микроорганизмов; изучал физиологию кровообращения, дыхания, кожного дыхания и пищеварения.

Сукачев В.Н. (07.06.1880—09.02.1967) — отечественный ботаник, лесовод и географ; основоположник биогеоценологии.

Теофраст (ок. 372 — ок. 287 до н.э.) — древнегреческий философ и естествоиспытатель; один из первых ботаников древности.

Тимирязев К.А. (03.06.1843—28.04.1920) — отечественный ботаник и физиолог растений; основные работы посвящены изучению фотосинтеза, развил идею эволюции фотосинтеза, занимался вопросами минерального питания и засухоустойчивости растений.

Уотсон Д.Д. (род. 06.04.1928) — американский ученый в области молекулярной биологии; основные научные работы посвящены синте-

зу белка и изучению структуры ДНК; совместно с Ф. Криком расшифровал структуру ДНК и предложил ее модель в виде двойной спирали.

Ухтомский А.А. (25.06.1875—31.08.1942) — отечественный физиолог; основные научные работы посвящены раскрытию закономерностей, определяющих реакции организма на разнообразные раздражения; создал учение о доминанте.

Флеминг А. (06.08.1881—11.03.1955) — английский микробиолог и биохимик; открыл пенициллин.

Харди Г. (07.02.1877—01.12.1947) — английский математик; изучал закономерности популяционной генетики.

Холдейн Дж. (03.05.1860—14.03.1936) — английский физиолог; создатель классического учения о регуляции дыхания; сконструировал аппарат для изучения газообмена; разработал научно обоснованный режим безопасной декомпрессии для водолазов. требования безопасности для шахтеров и др.

Цишин Н.В. (18.12.1898—17.07.1980) — отечественный ботаник, генетик и селекционер; основные научные работы посвящены интродукции, акклиматизации и селекции растений; впервые вывел пшенично-пырейные гибриды.

Чаргафф Э. (11.08.1905—20.06.2002) — американский биохимик; основные научные работы посвящены изучению химического состава и структуры нуклеиновых кислот; доказал, что ДНК обладает видовой специфичностью.

Чермак Э. (15.11.1871—11.10.1962) — английский генетик; основное направление научных исследований — генетика растений; автор работ по скрещиванию культурных растений, генетике и использованию генетических закономерностей в селекции цветов, бобовых, зерновых и овощных культур; одновременно с К.Э. Корренсом и Г. Де Фризом повторно открыл законы Менделя.

Четвериков С.С. (06.05.1880—02.07.1959) — отечественный генетик; сформулировал основные положения популяционной генетики, исследовал роль генотипической среды в процессе наследственности и эволюции; основоположник популяционной генетики.

Шванн Т. (07.12.1810—14.01.1882) — немецкий гистолог и физиолог; сформулировал клеточную теорию строения организмов.

Шлейден М. (05.04.1804—23.06.1881) — немецкий ботаник; сформулировал клеточную теорию строения организмов; доказал, что все живые существа ведут свое происхождение от одной клетки, установил существование ядрышек в ядре, считал, что в образовании клеток решающая роль принадлежит ядру.

Шмальгаузен И.И. (23.04.1884—07.10.1963) — отечественный зоолог и морфолог; основные научные исследования посвящены эволюционной морфологии, экспериментальной зоологии, филогении животных, эволюционному учению и биокибернетике: создал теорию стабилизирующего отбора.

Некоторые знаменательные даты в развитии биологии¹

1500 — установлена невозможность выживания животных в атмосфере, в которой не происходит горения (Леонардо да Винчи)

1609 — изготовлен первый микроскоп (Г. Галилей)

1628 — открыто кровообращение (В. Гарвей)

1651 — сформулировано положение «Все живое из яйца» (В. Гарвей)

1651 — открыты капилляры (М. Мальпиги)

1665 — обнаружена клеточная структура пробковой ткани (Р. Гук)

1668 — экспериментально доказано развитие личинок мух из отложенных яиц (Ф. Реди)

1674 — открыты бактерии и простейшие (А. Левенгук)

1676 — описаны пластиды и хроматофоры (А. Левенгук)

1677 — впервые обнаружен сперматозоид человека (А. Левенгук)

1688 — введено понятие о виде как о систематической единице (Д. Рей)

1694 — экспериментально доказано наличие пола у растений (Р. Камерариус)

1727 — установлено воздушное питание растений (С. Гейлс)

1735 — разработаны принципы систематики и бинарная номенклатура (К. Линней)

1754 — открыт углекислый газ (Дж. Блэк)

1766 — открыт водород (Г. Кавендиш)

1769 — сделана первая прививка от оспы (Э. Дженнер)

1778 — открыто выделение кислорода растениями (Дж. Пристли)

1779 — раскрыта связь между светом и зеленой окраской растений (Я. Ингенхауз)

1809 — сформулирована первая теория эволюции органической природы (Ж.Б. Ламарк)

¹ По Т.Л. Богдановой, Е.А. Солодовой (2003).

1814 — установлена способность экстрактов ячменя превращать крахмал в сахар с помощью ферментов (Г. Кирхгоф)

1828 — сформулирован закон зародышевого сходства (К.М. Бэр)

1831 — открыто клеточное ядро (Р. Броун)

1839 — сформулирована клеточная теория (Т. Шванн, М. Шлейден)

1839 — сформулировано положение о «неживой» природе ферментов (Ю. Либих)

1845 — впервые синтезировано органическое соединение (уксусная кислота) из неорганических предшественников.

1853 — описано проникновение сперматозоидов в яйцеклетку (Ф. Кебер)

1858 — сформулировано положение «всякая клетка из клетки» (Р. Вирхов)

1859 — публикация книги Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Создание эволюционной теории

1862 — опровержение теории самопроизвольного зарождения живых существ (Л. Пастер)

1862 — показано фотосинтетическое происхождение крахмала (Ю. Сакс)

1862 — открыты явления торможения в центральной нервной системе (И.М. Сеченов)

1864 — сформулирован биогенетический закон (Э. Геккель, Ф. Мюллер)

1865 — опубликованы законы наследственности (Г. Мендель)

1866 — впервые дано представление о рефлексах головного мозга (И.М. Сеченов)

1868 — открыты нуклеиновые кислоты (Ф. Мишер)

1871 — установлено, что белки состоят из аминокислот (Н.Н. Любавин)

1871 — установлено, что способность ферментировать сахар (превращать его в спирт) принадлежит не самим дрожжевым клеткам, а содержащимся в них ферментам (М.М. Манассеина)

1873 — открыты хромосомы (Ф. Шнейдер)

1874 — открыт митоз у растительных клеток (И.Д. Чистяков)

1875 — доказано, что процессы окисления происходят в тканях, а не в крови (Э. Пфлюгер)

1875 — описан процесс оплодотворения как соединение двух клеток (О. Гертвиг)

1878 — открыто митотическое деление животных клеток (В. Флеминг, П.И. Перемежко)

1880 — открыты витамины (Н.И. Лунин)

1882 — открыт мейоз у животных клеток (В. Флеминг)

1883 — сформулирована биологическая (фагоцитарная) теория иммунитета (И.И. Мечников)

1883 — установлено, что в половых клетках число хромосом в 2 раза меньше, чем в соматических (Э. Ван Бенеден)

1887 — открыт хемосинтез (С.Н. Виноградский)

1888 — открыт мейоз у растительных клеток (Э. Страсбургер)

1889 — получены чистые нуклеиновые кислоты (Р. Альтман)

1892 — открыты вирусы (Д.И. Ивановский)

1893 — открыты нитрифицирующие бактерии и объяснена их роль в круговороте азота (С.Н. Виноградский)

1898 — открыто двойное оплодотворение у цветковых растений (С.Г. Навашин)

1900 — описана система групп крови человека АВ0 (К. Ландштейнер)

1900 — вторичное открытие законов наследственности (К. Корренс, Э. Чермак, Г. Де Фриз)

1900—1901 — сформулировано представление об условно-рефлекторной деятельности коры головного мозга (И.П. Павлов)

1901—1903 — создание мутационной теории (Г. Де Фриз)

1902 — показана справедливость законов генетики для человека (Гэррод)

1902 — сформулирована идея о способности отдельной соматической клетки растения давать начало целому растительному организму (Г. Хаберландт)

1902—1907 — высказано предположение о том, что наследственные задатки (гены) расположены в хромосомах (У. Сеттон, Т. Бовери независимо друг от друга)

1903 — установлена роль зеленых растений в космическом круговороте энергии и веществ (К.А. Тимирязев)

1906 — описано сцепленное наследование двух признаков (У. Бетсон, Р. Пеннет)

1906 — начато использование дрозофилы в качестве модели в генетических экспериментах

1908 — сформулирован закон распределения аллельных генов в популяциях (Г. Харди, В. Вайнберг)

1910 — доказано единство процессов брожения и дыхания (С.П. Костычев)

1910 — сформулирована теория филэмбриогенеза — макроэволюции (А.Н. Северцов)

1911 — сформулирована хромосомная теория наследственности (Т. Морган)

1915 — описаны бактериофаги (Ф. Туорт)

1920 — открыта нейросекреция (О. Леви)

1920 — сформулирован закон гомологических рядов наследственной изменчивости (Н.И. Вавилов)

1921 — открыто влияние одной части зародыша на другую и выяснена роль этого явления в детерминации частей развивающегося зародыша (Г. Шпеман)

1923 — охарактеризован фотосинтез как окислительно-восстановительная реакция (Т. Тунберг)

1924 — опубликована естественно-научная теория происхождения жизни на Земле (А.И. Опарин)

1926 — основана наука «генетика популяций», ставшая основой синтетической теории эволюции — синтеза генетики и классического дарвинизма (С.С. Четвериков)

1926 — экспериментально получены мутации с помощью рентгеновских лучей (Г.Дж. Меллер)

1926 — опубликован труд В.И. Вернадского «Биосфера»

1926 — открыты фитонциды (Б.П. Токин)

1929 — выделен природный пенициллин (А. Флеминг)

1931 — сконструирован электронный микроскоп (Е. Руске, М. Кноль)

1933 — выделены и охарактеризованы ауксины растений (Ф. Кегель)

1937 — описан цикл превращений органических кислот (Г.А. Кребс)

1939 — сформулирована теория природной очаговости трансмиссивных (передающихся членистоногими) болезней, в частности энцефалита (Е.Н. Павловский)

1940 — получен химически чистый антибиотик пенициллин (Г. Флори, Э. Чейн)

1940 — разработана теория биогеоценозов (В.Н. Сукачев)

1940 — обнаружен антиген резус-фактор в крови у макаки-резус (К. Ландштейнер)

1941 — экспериментально доказано, что синтез факторов роста контролируется генами (Д. Бидл, Э. Татум)

1941 — экспериментально доказано, что источником кислорода при фотосинтезе является вода, а не углекислый газ, как считалось ранее (А.П. Виноградов, М.В. Тайц, Э. Рубен)

1943 — доказано существование спонтанных мутаций (С. Лурия, М. Дельбрюк)

1944 — доказана генетическая роль ДНК (О. Эвери, С. Маклеод, М. Маккарти)

1944 — сформулировано учение о девастации (истреблении) гелмитов (К.И. Скрябин)

1945 — открыта эндоплазматическая сеть (К. Портер)

1945 — доказана иммунологическая природа отторжения тканей и органов при трансплантации (пересадке) (П. Медавар)

1946 — открыта система рекомбинаций у бактерий (Д. Ледерберг, Э. Татум)

1948 — обосновано единство принципов управления в кибернетических системах и живых организмах (Н. Винер)

1952 — окончательно доказана генетическая роль ДНК (А. Херши, М. Чейз)

1952 — открыты мигрирующие генетические элементы растительных клеток (В. Мак-Клинток)

1953 — сформулированы представления и создана модель структуры ДНК (Д. Уотсон, Ф. Крик)

1954 — сформулирована идея о триплетности генетического кода (Г.А. Гамов)

1955 — открыты рибосомы (Дж. Палладе)

1956 — установлено, что диплоидный набор хромосом человека содержит 46 хромосом (Тюо и Леван)

1957 — запущен второй искусственный спутник Земли с собакой Лайкой на борту

1959 — установлено, что причиной синдрома Дауна является трисомия по 21-й паре хромосом (Лежен)

1960 — синтезирован хлорофилл (Р. Вудворд)

1960 — установлена возможность гибридизации соматических клеток (Г. Барский)

1961 — начато клонирование животных (Дж. Гёрдон)

1961—1964 — установлены основные свойства генетического кода (С. Бреннер, Ф. Крик, Л. Барнет, Р. Уотс-Тобин)

1962 — сформулированы представления о регуляции активности генов специальными генами-операторами (Ф. Жакоб, Ж. Моно)

1964 — открыты транспозируемые (перемещаемые) генетические элементы микроорганизмов (Э. Кондо, С. Митсухашаи)

1967 — расшифрована последовательность нуклеотидов тРНК (А.А. Баев)

1968 — осуществлен химический синтез гена (Х. Корана)

1970 — осуществлено искусственное слияние протопластов клеток (Пауэр)

1970 — открыта обратная транскрипция (Х. Темин, Д. Балтиморе)

1972 — получена первая рекомбинантная ДНК (П. Берг)

1975 — получены гибридомы — соматические гибридные клетки, способные к синтезу антител желаемой специфичности (Ц. Мильштейн, Г. Кехлер)

1982 — показана возможность изменения фенотипа млекопитающих с помощью рекомбинантных молекул ДНК (Р. Полмитер, Р. Бринстер)

1997 — получен организм млекопитающего (овцы) путем клонирования соматической клетки (И. Уилмут)

Основные теории, законы, правила и принципы биологии¹

1. Теории

Название	Авторы	Суть
Клеточная теория	Т. Шванн, М. Шлейден, Р. Вирхов	Все живые существа (растения, животные и одноклеточные организмы) состоят из клеток и их производных. Клетка не только единица строения, но и единица развития всех живых организмов. Для всех клеток характерно сходство в химическом составе и обмене веществ. Активность организма складывается из активности и взаимодействия составляющих его самостоятельных клеточных единиц. Все живые клетки возникают из живых клеток
Теория возникновения жизни на Земле	А.И. Опарин, Дж. Холдейн, С. Фокс, С. Миллер, Г. Меллер	Жизнь на Земле возникла абиогенным путем. 1. Органические вещества сформировались из неорганических под действием физических факторов среды. 2. Они взаимодействовали, образуя все более сложные вещества, в результате чего возникли ферменты и самовоспроизводя-

¹ По А.А. Кириленко (2009).

Название	Авторы	Суть
		шиеся ферментные системы — свободные гены. 3. Свободные гены приобрели разнообразие и стали соединяться. 4. Вокруг них образовались белково-липидные мембраны. 5. Из гетеротрофных организмов развились автотрофные
Теория естественного отбора	Ч. Дарвин	В борьбе за существование в естественных условиях выживают наиболее приспособленные организмы. Естественным отбором сохраняются любые жизненно важные признаки, действующие на пользу организма и вида в целом, в результате чего образуются новые формы и виды
Теория эволюции	Ч. Дарвин	Все существующие ныне многочисленные формы растений и животных произошли от существовавших ранее более простых организмов путем постепенных изменений, накапливавшихся в последовательных поколениях
Хромосомная теория наследственности	Т. Морган	Хромосомы с локализованными в них генами — основные материальные носители наследственности. 1. Гены находятся в хромосомах и в пределах одной хромосомы образуют одну группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. 2. В хромосоме гены расположены линейно. 3. В мейозе между гомологичными хромосомами может произойти кроссинговер, частота которого пропорциональна расстоянию между генами
Синтетическая теория эволюции	С.С. Четвериков, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Дж. Хаксли	Элементарная единица эволюции — популяция. Элементарное эволюционное событие — изменение генетического состава популяции. Факторы эволюции: мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, естественный отбор. Естественный отбор — избирательное воспроизводство генотипов

2. Законы

Название	Авторы	Суть
Биогенетический закон	Ф. Мюллер, Э. Геккель, А.Н. Северцов	Онтогенез — кратное повторение зародышевых стадий предков. В онтогенезе закладываются новые пути их исторического развития — филогенеза.
Закон биогенной миграции атомов	В.И. Вернадский	Миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же протекает в среде, геохимические особенности которой обусловлены живым веществом, как тем, которое в настоящее время составляет биосферу, так и тем, которое существовало на Земле в течение всей геологической истории
Закон генетического равновесия в популяциях	Г. Харди, В. Вайнберг	В неограниченно большой популяции при отсутствии факторов, изменяющих концентрацию генов, при свободном скрещивании особей, при отсутствии отбора и мутирования данных генов и при отсутствии миграции численные соотношения генотипов AA , aa , Aa из поколения в поколение остаются постоянными
Закон гомологических рядов наследственной изменчивости	Н.И. Вавилов	Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости
Закон единообразия	Г. Мендель	При моногибридном скрещивании у гибридов первого поколения проявляются только доминантные признаки — оно фенотипически единообразно (правило Менделя)
Закон зародышевого сходства	К. Бэр	На ранних стадиях зародыши всех позвоночных сходны между собой, и более развитые формы проходят этапы развития более примитивных форм

Название	Авторы	Суть
Закон корреляции частей организма, или соотношения органов	Ж. Кювье	Организм представляет собой целостную систему, каждый орган (часть) которой соответствует другим органам по строению (соподчинение органов) и функциям (соподчинение функций)
Закон минимума	Ю. Либих	Выносливость организмов определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, т.е. фактором минимума (организм способен заменить дефицитное вещество или другой действующий фактор иным функционально близким веществом или фактором)
Закон независимого наследования признаков	Г. Мендель	При дигибридном скрещивании у гибридов каждая пара признаков наследуется независимо от других в соотношении 9:3:3:1 по фенотипу
Закон необратимости эволюции	Л. Долло	Организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков
Закон расщепления	Г. Мендель	При самоопылении гибридов первого поколения и моногибридном скрещивании в потомстве происходит расщепление в отношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу
Закон чередования главных направлений эволюции	А.Н. Северцов	В истории монофилетической группы организмов за периодом крупных эволюционных перестроек всегда следует период частных приспособлений; освоение новой среды или крупные морфофизиологические преобразования всегда ведут к вспышке видообразования
Закон физико-химического единства живого вещества	В.И. Вернадский	Живое вещество физико-химически едино; при всей разнокачественности живых организмов они настолько физико-химически сходны, что вредное для одних из них не может быть абсолютно безразлично для других (может быть лишь различная степень выносливости к рассматриваемому агенту)

Название	Авторы	Суть
Закон чистоты гамет	Г. Мендель	Гамета диплоидного гибрида (Aa) может нести лишь один из двух аллелей данного гена (A или a).
Закон эволюционного развития	Ч. Дарвин	Естественный отбор на основе наследственной изменчивости является основной движущей силой эволюции органического мира

3. Правила

Название	Авторы	Суть
Правило Аллена	Д. Аллен	Выступающие части тела теплокровных животных в холодном климате короче, чем в теплом, поэтому они отдают в окружающую среду меньше тепла
Правило Бергмана	К. Бергман	У теплокровных животных, подверженных географической изменчивости, размеры тела статистически (в среднем) больше у популяций, живущих в более холодных частях ареала вида
Правило взаимоприспособленности	К. Мёбиус, Г.Ф. Морозов	Виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет внутреннее противоречивое, но единое системное целое
Правило географического оптимума	—	В центре видового ареала обычно существуют оптимальные для вида условия существования, ухудшающиеся к периферии области обитания вида
Правило Гюгера	К. Гюгер	Географические расы животных в теплых и влажных регионах пигментированы сильнее (т.е. особи темнее), чем в холодных и сухих; в сильно загрязненных местах наблюдается так называемый индустриальный меланизм — потемнение животных
Правило прогрессирующей специализации	Ш. Депере	Систематическая группа организмов, вступившая на путь специализации, как правило, будет идти по пути все более глубокого развития этого процесса. Например, приспособление к полету ведет к усилению летательных способностей

Название	Авторы	Суть
Правило происхождения от неспециализированных предков	Э. Коп	Новые крупные систематические группы организмов обычно берут начало не от вышших глубоко специализированных предковых форм, а от сравнительно мало специализированных
Правило Чаргаффа	Э. Чаргафф	В любых молекулах ДНК молярная сумма пуриновых оснований (аденин + гуанин) равна сумме пиримидиновых оснований (цитозин + тимин), т.е. молярное содержание аденина равно таковому тимина, а гуанина — цитозину

4. Принципы

Название	Авторы	Суть
Принцип агрегации	В. Оали	Агрегация (скопление) особей, как правило, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы к выживанию, что связано с усиливающейся при большей агрегации особей конкурентоспособностью группы по отношению к другим видам
Принцип исключения	Г.Ф. Гаузе	Два вида не могут существовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны, т.е. если они занимают одну и ту же экологическую нишу
Принцип основателя	—	Особь-основатель новой изолированной колонии или островной популяции несет в себе лишь незначительную часть генетической информации, заложенной в популяции (виде), откуда происходит особь-основатель

Краткий словарь латинских и греческих префиксов, суффиксов, корней¹

(префиксы набраны *курсивом*, перед суффиксами стоит дефис)

Латинские

адаптацио — приспособление
аква — вода
альбус — белый
ассимиляцио — уподобление
атавус — прародитель
аустралис — южный

бациллюс — палочка
би — дву-, двух

ваккус — пустой
вегетатио — произрастание
вирус — яд

Греческие

А

а, ан — в сложных словах частица отрицания: «без», «не»
агрос — поле
акро — острие
алио — другой, разный
амби, амфи — обоюдно
амойбе — изменение
аналогия — соответствие
анатоме — рассечение
андро — мужской
анизо — неравный
анти — против
антогонис — соперник, враг
антропос — человек
аро — подъем
архе — начало
архайос — древний
ауто — сам
аэр — воздух

Б

базис — основание
бактерион — палочка
бентос — глубинный
био — жизнь
бласто — росток
ботано — трава
брахис — короткий

В

вегетативус — растительный
вирулентус — ядовитый
вита — жизнь

¹ По А.И. Десву (1998).

Латинские

генеро — рождаю
 герба — трава
 гомо — равные, одинаковые
 глобус — шар
 грану(лю)м — зерн(ышк)о

де — частица отрицания
 дегенераре — вырождаться
 диссимиляре — делать непохожим
 доминантис — господствующий
 дивергенция — расхождение

зигон — пара
 зигитос — двуупряжный

иммунитас — освобождение
 ин — «в» или «не»
 интер — между

капиллюс — волос

*Греческие***Г**

галос — соль
 гамос — брак
 гастер — живот
 гаплос — простой, одиночный
 ге — земля
 генезис — происходить
 генос — род
 гетеро — другой, различный
 гигрос — влажный
 гидро — вода
 гине — женщина
 гипер — больше
 гипо — под
 гликис — сладкий
 гомо — одинаковый
 гоне — рождение
 гормао — делаю, побуждаю
 -грамма — запись
 -граф — пишу

Д

дендрон — дерево
 дерма — кожа
 диафрагма — перегородка
 ди — два
 диплос — двойной

З

зоос — живой

И

идиос — своеобразный
 изос — равный

К

карион — ядро

Латинские

карбо — уголь
 коацервацио — собирание, складывание в кучу
 комплемент — дополнение
 кон — с
 конверgere — приближаться, сходиться
 конпепцио — восприятие
 конъюгацио — сопряжение
 копуляцио — соединение
 криста — гребень
 кутис — кожа

латералис — боковой
 лизео — растворяю

мембрана — кожа, пленка
 мутацио — изменение
 мутуус — взаимный
 метаморфозис — превращение одной формы в другую
 микес — гриб
 миксис — смешение
 моно — один
 мульти — много

натура — природа
 нуклеус — ядро

облигатус — обязательный, непереносимый
 оптимус — наилучший
 онтос — существо
 органон — орудие, инструмент
 осмос — давление

Греческие

кинезис — движение
 клон — ветка
 ксенос — чужой
 ксерос — сухой
 космополитес — гражданин мира
 ксантос — желтый

Л

лейкос — белый
 липос — жир
 литос — камень
 -логия — наука, изучение

М

макро — большой
 мега — большой
 мезо — средний
 мерос — часть, доля
 мета — после
 метаболе — изменение
 микро — малый
 митос — нить
 морфе — форма

Н

некрос — мертвый
 нема — нить
 нефрос — почка

О

ойкос — жилище
 олиго — немногочисленный
 оон — яйцо

Латинские

пигментум — краска
 популюс — народ, население
 паразитос — нахлебник
 патос — страдание
 пептос — переваренный
 пиле — ворота
 плазма — вылепленная фигура
 планктос — блуждающий
 планум — плоскость
 подос — нога
поли — много
про — раньше
протеро — более ранний
 псинос — голый

радиус — луч
ре — вновь
 регенерацию — возрождение, воз-
 вращение назад
 реликтус — остаточный

селекцию — отбор
 секретус — отделенный, выделен-
 ный
 симилис — сходный
 скорбутус — цинга
 стратум — слой
суб — под
 сукцессию — преемственность,
 наследование

транс — через
 трансляция — перенесение
 тетра — четыре
 токсикон — яд

*Греческие***П**

палайос — древний
пара — возле
 партенос — девственный
 пенте — пять
пери — вокруг, около
 пино — пью
 пластос — лепить
 пойкилос — разный
 порос — отверстие
прото — первый
псеудо — ложный

Р

риза — корень
 редукцию — уменьшение

С

сапрос — гнилой
сим, син — вместе
 синапсис — соединение
 система — соединение
 -скопео — смотрю
 сома — тело
 сперма — семя
 стenos — узкий
 сфера — шар

Т

таксис — расположение в по-
 рядке, построение
 терме — тепло
 типос — отпечаток

Латинские

трахея — дыхательное горло
 трис — три
 тропэ — перемена

факультатис — возможность
 ферментум — закваска
 фибра — волокно
 фоллиум — лист
 -филл — лист
 фобос — страх

целлюла — ячейки

эволюцио — развертывание
 элементум — первоначальное вещество
 экс, экстра — вне
 энн — на
 эритрос — красный
 эфемерос — однодневный,
 мимолетный

Греческие

тонос — напряжение
 тропос — поворот
 трофэ — питание

Ф

фагос — пожирающий
 фазис — проявление
 физис — природа
 филе — род, племя
 филео — люблю
 фитон — растение

Х

хлорос — зеленый
 хондрион — зерно, гранула
 хрома — краска, цвет

Ц

циклос — круг
 цит — клетка, оболочка

Э

эврис — широкий
 -эйдос — вид (например, липоиды)
 эктос, экзо — снаружи
 эмбрион — зародыш
 эндон — внутри
 энтомо — насекомое
 энхима — налитое
 эргон — работа
 эу — хороший, настоящий

Задачи по биологии

Задачи по молекулярной биологии

Задача 1. Участок молекулы мРНК имеет следующее строение: УГГ–УАУ–ЦАГ–ГУУ–ЦЦУ. Определите последовательность аминокислот в полипептиде. (Для решения задачи используйте таблицу генетического кода: подраздел 4.5.3.)

Решение.

мРНК	УГГ–УАУ–ЦАГ–ГУУ–ЦЦУ
полипептид	три–тир–гln–вал–про

Задача 2. Участок молекулы ДНК имеет следующее строение: АЦЦ–АТА–ГТЦ–ЦАА–ГГА. Определите последовательность аминокислот в полипептиде. (Для решения задачи используйте таблицу генетического кода: подраздел 4.5.3.)

Решение:

ДНК	АЦЦ–АТА–ГТЦ–ЦАА–ГГА
мРНК	УГГ–УАУ–ЦАГ–ГУУ–ЦЦУ
полипептид	три–тир–гln–вал–про

Задача 3. Полипептид состоит из следующих аминокислот: вал–ала–гли–лиз–три–вал–сер–глу. Определите структуру участка ДНК, кодирующего указанный полипептид. (Для решения задачи используйте таблицу генетического кода: подраздел 4.5.3. Если аминокислота кодируется более чем одним триплетом, для решения задачи используйте первый из них.)

Решение:

полипептид	вал–ала–гли–лиз–три–вал–сер–глу
мРНК	ГУУ–ГЦУ–ГГУ–ААА–УГГ–ГУУ–УЦУ–ГАА
ДНК (смысловая цепь)	ЦАА–ЦГА–ЦЦА–ТГТ–АЦЦ–ЦАА–АГА–ЦТТ
ДНК (антисмысловая цепь)	ГТТ–ГЦТ–ГГТ–ААА–ТГГ–ГТТ–ТЦТ–ГАА

Задача 4. Как изменится строение белка, если из кодирующего его участка ДНК (ААТ–АЦА–ТТТ–ААА–ГТЦ) удалить 5-й и 13-й нукле-

отиды? (Для решения задачи используйте таблицу генетического кода: подраздел 4.5.3.)

Решение:

До удаления:

ДНК	ААТ—АЦА—ТТТ—ААА—ГТЦ
полипептид	лей—цис—лиз—фен—гln

После удаления:

ДНК	ААТ—ААТ—ТТА—ААТ—Ц
полипептид	лей—лей—асн—лей

Задача 5. Альбумин в крови человека имеет относительную молекулярную массу 68 400. Определите количество аминокислот в молекуле альбумина, если относительная молекулярная масса одного аминокислотного остатка составляет 120.

Решение:

$$68\,400 : 120 = 570.$$

Задача 6. Молекула белка состоит из 522 аминокислот. 1. Сколько кодонов мРНК протянули через рибосомы? 2. Сколько нуклеотидов мРНК протянули через рибосомы?

Решение:

- 1) количество кодонов равно количеству аминокислот — 522 кодона;
- 2) количество нуклеотидов мРНК — $522 \cdot 3 = 1566$.

Задача 7. Молекулярная масса полипептида составляет 40 000. Определите длину кодирующего его гена, если молекулярная масса одной аминокислоты в среднем равна 100, а расстояние между соседними нуклеотидами в цепи ДНК составляет 0,34 нм.

Решение:

- 1) количество аминокислот в полипептиде — $40\,000 : 100 = 400$;
- 2) количество нуклеотидов кодирующего участка ДНК (гена) — $400 \cdot 3 = 1200$;
- 3) длина кодирующего участка ДНК (гена) — $1200 \cdot 0,34 = 408$ нм.

Задача 8. Одна из цепей ДНК имеет молекулярную массу 124 200. Определите массу белка, закодированного в данной молекуле ДНК, если молекулярная масса одной аминокислоты составляет в среднем 100, а одного нуклеотида — 345.

Решение:

- 1) количество нуклеотидов в молекуле ДНК — $124\,200 : 345 = 360$;

2) количество аминокислот в белке, кодируемом этой ДНК, — $360 : 3 = 120$;

3) масса молекулы белка — $120 \cdot 100 = 12\,000$.

Задача 9. Сколько витков имеет участок двойной спирали ДНК, контролирующей синтез белка с молекулярной массой 20 000, если молекулярная масса одной аминокислоты составляет в среднем 100, а на один виток спирали ДНК приходится 10 нуклеотидов?

Решение:

1) количество аминокислот в белке — $20\,000 : 100 = 200$;

2) количество нуклеотидов в ДНК — $200 \cdot 3 = 600$;

3) количество витков спирали ДНК — $600 : 10 = 60$.

Задача 10. Скорость элонгации (удлинения) молекулы мРНК составляет около 50 нуклеотидов в секунду. Сколько времени необходимо затратить на синтез мРНК, содержащей информацию о строении белка, молекулярная масса которого составляет 20 000, если молекулярная масса одной аминокислоты в среднем равна 100.

Решение:

1) количество аминокислот в белке — $20\,000 : 100 = 200$;

2) количество нуклеотидов в мРНК — $200 \cdot 3 = 600$;

3) затраты времени на синтез мРНК — $600 : 50 = 12$ с.

Задача 11. В молекуле ДНК на долю нуклеотидов цитозина (Ц) приходится 18%. Определите процентное содержание других нуклеотидов, входящих в молекулу ДНК.

Решение:

1) цитозин (Ц) комплементарен гуанину (Г), поэтому количество их нуклеотидов одинаково — по 18%;

2) вместе нуклеотидов цитозина (Ц) и гуанина (Г) — $18 \cdot 2 = 36\%$;

3) нуклеотидов аденина (А) и тимина (Т) — $100 - 36 = 64\%$;

4) аденин (А) комплементарен тимину (Т), поэтому количество их нуклеотидов одинаково — $64 : 2 = 32\%$.

Задача 12. Сколько содержится нуклеотидов аденина (А), тимина (Т), гуанина (Г) и цитозина (Ц) во фрагменте молекулы ДНК, если в нем обнаружено 1200 нуклеотидов цитозина (Ц), что составляет 20% от общего количества нуклеотидов в этом фрагменте ДНК?

Решение:

1) аденин (А) комплементарен тимину (Т), а гуанин (Г) — цитозину (Ц), поэтому количество комплементарных нуклеотидов одинаково;

2) цитозина (Ц) содержится 20%, следовательно, гуанина (Г) тоже 20%, аденина (А) и тимина (Т) по 30%;

3) цитозина (Ц) содержится 1200 нуклеотидов, следовательно, гуанина (Г) тоже 1200 нуклеотидов, аденина (А) и тимина (Т) по 1800 нуклеотидов.

Задачи по генетике

Моногибридное скрещивание

Полное доминирование

Задача 1. Известно, что ген черной окраски крупного рогатого скота доминирует над геном красной окраски. 1. Какое потомство можно ожидать от скрещивания черного гомозиготного быка с красной коровой? 2. Какие телята родятся от гибридной коровы и гибридного быка? 3. Какое потомство будет от красной коровы и гибридного быка?

Решение:

1) $P \quad \text{♀ } aa \text{ (красная)} \times \text{♂ } AA \text{ (черный)}$

Гаметы $a \quad a \quad A \quad A$

$F_1 \quad Aa \text{ (черные)}$

100% черные;

2) $P(F_1) \quad \text{♀ } Aa \text{ (черная)} \times \text{♂ } Aa \text{ (черный)}$

Гаметы $A \quad a \quad A \quad a$

$F_2 \quad AA \text{ (черные)} : Aa \text{ (черные)} : Aa \text{ (черные)} : aa \text{ (красные)}$

75% черные, 25% красные;

3) $P \quad \text{♀ } aa \text{ (красная)} \times \text{♂ } Aa \text{ (черный)}$

Гаметы $a \quad a \quad A \quad a$

$F_2 \quad Aa \text{ (черные)} : aa \text{ (красные)}$

50% черные, 50% красные.

Задача 2. При скрещивании коричневых полевок с черными получено потомство (F_1) черного цвета. 1. Укажите генотипы родительских особей и гибридов F_1 . 2. В решетке Пеннета запишите генотипы и фенотипы гибридов F_2 . 3. Каково соотношение трех генотипов и характер наследования окраски шерсти у гибридов F_2 ? 4. Проявление какого генетического закона наблюдается в данном скрещивании?

Решение:

1) $P \quad \varnothing aa$ (коричневая) $\times \sigma AA$ (черная)

Гаметы $a \quad a \quad A \quad A$

$F_1 \quad Aa$ (черные)
100% черные;

2) $P (F_1) \varnothing Aa$ (черная) $\times \sigma Aa$ (черный)

Гаметы	$\varnothing \backslash \sigma$	A	a
	A	AA (черные)	Aa (черные)
F_2	a	Aa (черные)	aa (коричневые)

3) соотношение генотипов: $1AA : 2Aa : 1aa$.

Характер наследования окраски шерсти 3 : 1;

4) в данном скрещивании наблюдается проявление второго закона Менделя (закона расщепления).

Неполное доминирование

Задача 3. Растения красноплодного крыжовника при скрещивании между собой дают потомство с красными ягодами, а растения белоплодного крыжовника — с белыми ягодами. В результате скрещивания обоих сортов получаются розовые ягоды. 1. Какое потомство получится при скрещивании между собой гибридных растений крыжовника с розовыми ягодами? 2. Какое потомство получится, если опылить красноплодный крыжовник пыльцой гибридного крыжовника с розовыми ягодами?

Решение:

1) $P \quad \varnothing Aa$ (розовый) $\times \sigma Aa$ (розовый)

Гаметы $A \quad a \quad A \quad a$

$F_1 \quad AA$ (красные) : Aa (розовые) : Aa (розовые) : aa (белые)
25% красные, 50% розовые, 25% белые;

2) $P \quad \varnothing AA$ (красный) $\times \sigma Aa$ (розовый)

Гаметы $AA \quad Aa$

$F_1 \quad AA$ (красные) : Aa (розовые)
50% красные, 50% розовые.

Дигибридное скрещивание

Задача 4. Гибридные абрикосы получены в результате опыления красноплодных растений нормального роста пыльцой желтоплодных карликовых растений. Известно, что красный цвет плодов — доминантный признак; желтый — рецессивный; нормальный рост — доминантный; карликовость — рецессивный. Все исходные растения гомозиготны; гены обоих признаков находятся в разных хромосомах. 1. Какими признаками будут обладать гибридные абрикосы? 2. Какой результат даст дальнейшее скрещивание таких гибридов?

Решение:

- 1) $P \quad \text{♀ } AABb \times \text{♂ } aabb$
 Гаметы $AB \quad AB \quad ab \quad ab$
 $F_1 \quad AaBb$
 100% красноплодные с нормальным ростом;

- 2) $P(F_1) \quad \text{♀ } AaBb \times \text{♂ } AaBb$

Гаметы	♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
	♀				
F_2	AB	$AABb$ (кр. н.)	$AABb$ (кр. н.)	$AaBb$ (кр. н.)	$AaBb$ (кр. н.)
	Ab	$AABa$ (кр. н.)	$AAbb$ (кр. к.)	$AaBb$ (кр. н.)	$Aabb$ (кр. к.)
	aB	$AaBb$ (кр. н.)	$AaBb$ (кр. н.)	$aaBb$ (ж. н.)	$aaBb$ (ж. н.)
	ab	$AaBb$ (кр. н.)	$Aabb$ (кр. к.)	$aaBb$ (ж. н.)	$aabb$ (ж. к.)

$\frac{9}{16}$ — красноплодные растения нормального роста (кр. н.);

$\frac{3}{16}$ — красноплодные растения карликового роста (кр. к.);

$\frac{3}{16}$ — желтоплодные растения нормального роста (ж. н.);

$\frac{1}{16}$ — желтоплодные растения карликового роста (ж. к.).

Задача 5. У человека карий цвет глаз доминирует над голубым, а способность лучше владеть правой рукой над леворукостью, причем гены обоих признаков находятся в различных хромосомах. Кареглазый правша женится на голубоглазой левше. Какое потомство в отношении указанных признаков следует ожидать в такой семье? Рассмотрите два случая: 1) когда мужчина гомозиготен по обоим признакам; 2) когда он по ним гетерозиготен.

Решение:

- 1) $P \quad \text{♀ } aabb \times \text{♂ } AABb$
 Гаметы $ab \quad ab \quad AB \quad AB$
 $F_1 \quad AaBb$
 100% кареглазые правши;

2) $P \quad \text{♀ } aabb \times \text{♂ } AaBb$

Гаметы	♂	AB	Ab	aB	ab
	♀				
F_2	ab	$AaBa$	$Aabb$	$aaBb$	$aabb$

25% — кареглазые праворукие дети;

25% — кареглазые леворукие дети;

25% — голубоглазые праворукие дети;

25% — голубоглазые леворукие дети.

Задача 6. Какие могут быть дети, если родители их кареглазые правши, гетерозиготные по обоим признакам? (См. предыдущую задачу.)

*Решение:*1) $P \quad \text{♀ } AaBb \times \text{♂ } AaBb$

Гаметы	♂	AB	Ab	aB	ab
	♀				
F_2	AB	$AABB$	$AABb$	$AaBB$	$AaBb$
	Ab	$AABa$	$AAbb$	$AaBb$	$Aabb$
	aB	$AaBB$	$AaBb$	$aaBB$	$aaBb$
	ab	$AaBa$	$Aabb$	$aaBb$	$aabb$

 $9/16$ — кареглазые правши; $3/16$ — кареглазые левши; $3/16$ — голубоглазые правши; $1/16$ — голубоглазые левши.

Генетика крови

Задача 7. Какие группы крови будут у детей, если у матери I группа крови, а у отца — IV?

Решение:

P	♀	I^0I^0	$\times$	♂	I^AI^B
Гаметы		$I^0 \quad I^0$			$I^A \quad I^B$
F_1		I^AI^0			I^BI^0
		II			III

Задача 8. В родильном доме перепутали двух детей. Родители одного из них имеют I и II группы крови, родители другого — II и IV. Исследование показало, что дети имеют I и II группы крови. Определите, кто чей ребенок?

Решение:

1) Р	♀ I^0I^0	×	♂ I^AI^0
Гаметы	I^0 I^0		I^A I^0
F_1	I^AI^0		I^0I^0
	II группа		I группа;

2) у второй пары родителей II группа крови может быть гомозиготна или гетерозиготна.

Р	♀ I^AI^A	×	♂ I^AI^B
Гаметы	I^A I^A		I^A I^B
F_1	I^AI^A		I^AI^B
	II группа		IV группа;

Р	♀ I^AI^0	×	♂ I^AI^B
Гаметы	I^A I^0		I^A I^B
F_1	I^AI^A I^AI^B		I^AI^0 I^BI^0
	II группа	IV группа	II группа III группа

Следовательно, ребенок с I группой крови принадлежит первой паре родителей, а ребенок со II группой крови — второй паре.

Задача 9. У матери положительный резус-фактор крови, а у отца — отрицательный. Какой резус-фактор крови будет у их детей?

Решение:

1) если генотип матери гомозиготен:

Р	♀ R^+R^+	×	♂ R^-R^-
Гаметы	R^+ R^+		R^- R^-
F_1	R^+R^-		

100% детей будут иметь положительный резус-фактор;

2) если генотип матери гетерозиготен:

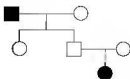
Р	♀ R^+R^-	×	♂ R^-R^-
Гаметы	R^+ R^-		R^- R^-
F_1	R^+R^-		R^-R^-

50% детей будут иметь положительный резус-фактор, 50% — отрицательный.

Родословные

Задача 10. По родословной схеме (схема I) установите характер наследования признака, обозначенного черным цветом (доминантный

или рецессивный, сцеплен или не сцеплен с полом); определите генотипы детей в первом (F_1) и во втором (F_2) поколениях.



Условные обозначения:

□ — мужчина

○ — женщина

□ — ○ — брак

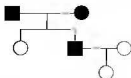
□ — дети одного брака

■ ● — проявление исследуемого признака

Решение:

- 1) признак рецессивный, не сцеплен с полом;
- 2) генотипы детей первого (F_1) поколения: дочь Aa , сын Aa ;
- 3) генотипы детей второго (F_2) поколения: дочь aa .

Задача 11. По родословной (схема 2) установите характер наследования признака, обозначенного черным цветом (доминантный или рецессивный, сцеплен или не сцеплен с полом); определите генотипы родителей и детей в первом (F_1) поколении.



Условные обозначения:

□ — мужчина

○ — женщина

□ — ○ — брак

□ — дети одного брака

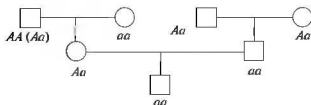
■ ● — проявление исследуемого признака

Решение:

- 1) признак рецессивный, не сцеплен с полом;
- 2) генотипы родителей: отец Aa , мать Aa ;
- 3) генотипы детей первого (F_1) поколения: дочь aa , сын Aa .

Задача 12. Голубоглазый мужчина, родители которого имели карие глаза, женился на кареглазой женщине, у отца которой глаза карие, а у матери — голубые. У них родился голубоглазый сын. Определите генотип каждого лица и составьте родословную.

Решение:



Сцепленное наследование и кроссинговер

Задача 13. Какие типы некроссоверных и кроссоверных гамет образуются у растений, имеющих гены A и b в одной хромосоме и a и B в другой хромосоме одной гомологичной пары.

Решение:

P	$AaBb$
некроссоверные гаметы	$Ab \ aB$
кроссоверные гаметы	$AB \ ab$

Задача 14. Гомозиготное по обоим признакам красноцветковое (A) растение левкоя узколистное (B) скрестили с белоцветковым (a) широколистным (b) растением. Гены указанных признаков локализованы в одной хромосоме, сцеплены между собой и наследуются вместе. Определите, каковы генотипы и фенотипы F_1 и F_2 .

Решение:

1) P	$\text{♂ } AABb$	$\times$	$\text{♀ } aabb$
Гаметы	$AB \ AB$		$ab \ ab$
F_1	$AaBb$		

Генотип: 100% $AaBb$.

Фенотип: 100% красноцветные узколистные растения;

2) P (F₁) ♀ $AaBb$ × ♂ $AaBb$

Гаметы	♂	AB	ab
	♀		
F_2	AB	$AABB$ (кр. у.)	$AaBb$ (кр. у.)
	ab	$AaBb$ (кр. у.)	$aabb$ (б. ш.)

Генотип: $1AABB : 2AaBb : 1aabb$.

Фенотип: 3 : 1.

Задача 15. Дигетерозиготное красноцветковое (A) узколиственное (B) растение левкой скрестили с таким же растением. Названные гены сцеплены. Допустим, у этих растений 50% мужских гамет образовались в результате перекреста гомологичных хромосом, остальные мужские и все женские гаметы — без перекреста. Определите формулы расщепления потомства по генотипу и фенотипу.

Решение:

P ♀ $AaBb$ × ♂ $AaBb$

Гаметы	♂	AB	Ab	aB	ab
	♀				
F_2	AB	$AABB$ (кр. у.)	$AABb$ (кр. у.)	$AaBB$ (кр. у.)	$AaBb$ (кр. у.)
	ab	$AaBb$ (кр. у.)	$Aabb$ (кр. ш.)	$aaBb$ (б. у.)	$aabb$ (б. ш.)

Расщепление по генотипу: $1AABB : 1AABb : 1AaBB : 2AaBb : 1Aabb : 1aaBb : 1aabb$.

Расщепление по фенотипу: 5 : 1 : 1 : 1.

Сцепленное с полом наследование

Задача 16. Дальтонизм — одна из форм цветной слепоты, заболевание, связанное с полом и наследуемое по рецессивному гену. Ген дальтонизма сцеплен с X-хромосомой. Здоровая женщина носитель дальтонизма выходит замуж за дальтоника. От кого сын унаследовал дальтонизм?

Решение:

P	♀ $X^D X^d$	×	♂ $X^d Y$
Гаметы	X^D X^d		X^d Y
F_1	$X^D X^d$ $X^D Y$		$X^d X^d$ $X^d Y$
	Дочь Сын		Дочь Сын
	норма норма		дальтоник дальтоник.

Сын унаследовал дальтонизм от матери. Он не может унаследовать его от отца.

Задача 17. Мужчина-дальтоник женился на женщине с нормальным зрением, но имевшей отца-дальтоника. 1. Какова вероятность рождения дочери-дальтоника? 2. Какова вероятность рождения сына-дальтоника? 3. Какова вероятность рождения первых двух сыновей-дальтоников?

Решение:

- 1) вероятность рождения дочери-дальтоника — $1/4$ (25%);
- 2) вероятность рождения сына-дальтоника — $1/4$ (25%);
- 3) вероятность рождения первых двух сыновей-дальтоников — $1/4 \times 1/4 = 1/16$ (6,25%).

Задача 18. Гемофилия — несвертываемость крови. Ген гемофилии рецессивен и находится в *X*-хромосоме. Здоровая женщина выходит замуж за больного гемофилией. Какими будут дети в семье? Рассмотрите два случая: 1) если женщина гомозиготна; 2) если гетерозиготна.

Решение:

1) P	♀ $X^H X^H$	×	♂ $X^h Y$
Гаметы	X^H X^H		X^h Y
F ₁	$X^H X^h$		$X^H Y$
	Дочь		Сын
	норма		норма

все дети будут здоровы;

2) P	♀ $X^H X^h$	×	♂ $X^h Y$
Гаметы	X^H X^h		X^h Y
F ₁	$X^H X^h$ $X^H Y$		$X^h X^h$ $X^h Y$
	Дочь Сын		Дочь Сын
	норма норма		больна болен

50% дочерей будут больны. Они наследуют один ген гемофилии от отца и один от матери;

50% сыновей будут больны. Они унаследуют ген гемофилии от матери.

Генетика популяций

Задача 19. Изначально популяция состояла из 70% особей с генотипом *AA* и 30% — с генотипом *aa*. Определите (в процентах) частоты генотипов *AA*, *Aa* и *aa* после установления в популяции равновесия.

Решение:

1) исходя из формулы $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, частота генотипа AA $p^2 = 0,7^2 = 0,49$;

2) частота генотипа Aa $2pq = 2 \cdot 0,7 \cdot 0,3 = 0,42$;

3) частота генотипа aa $q^2 = 0,3^2 = 0,09$.

Задача 20. У крупного рогатого скота красная масть не полностью доминирует над белой. Гибриды от скрещивания красных особей с белыми имеют чалую масть. В районе зарегистрировано 417 красных животных, 378 чалых и 76 белых. Определите частоты генов и генотипов окраски животных в данном районе.

Решение:

1) общее поголовье — $417 + 378 + 76 = 871$;

2) согласно формуле $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ частоты генотипов — $p^2 = 417 : 871 = 0,48$ (частота AA — красная масть), $2pq = 378 : 871 = 0,43$ (частота Aa — чалая масть), $q^2 = 76 : 871 = 0,09$ (частота aa — белая масть);

3) частоты аллелей — $p = \sqrt{0,48} = 0,7$ (частота аллеля A), $q = \sqrt{0,09} = 0,3$ (частота аллеля a).

ЛИТЕРАТУРА

- Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1986.
- Биология. Большой справочник для школьников и поступающих в вузы / А.С. Батуев, М.А. Гуленкова, А.Г. Еленевский и др. М.: Дрофа, 2011.
- Биология : учебник для сред. проф. учеб. заведений / Н.В. Чебышев, Г.Г. Гринева, Г.С. Гузикова и др. ; под ред. Н.В. Чебышева. М. : Академия, 2012.
- Мамонтов С.Г. Биология : учеб. пособие. М. : Дрофа, 2012.
- Мустафин А.Г. Биология. Для выпускников школ и поступающих в вузы : учеб. пособие / под ред. проф. В.Н. Ярыгина. М. : КНОРУС, 2013.
- Общая биология : учебник для студентов общеобразовательных учреждений сред. проф. образования / В.М. Константинов, А.Г. Резанов, Е.О. Фадеева ; под. ред. В.М. Константинова. М. : Академия, 2010.
- Общая биология: учебник для 10—11-х классов общеобразовательных учеб. заведений / В.Б. Захаров, С.Г. Мамонтов, Н.И. Сонин. М. : Дрофа, 2008.
- Общая биология: учебник для 10—11-х классов общеобразовательных учеб. заведений / под ред. Д.К. Беляева, Г.М. Дымшица. М. : Просвещение, 2005.
- <http://bio.1september.ru>
- <http://dic.academic.ru>
- <http://humbio.ru>
- <http://ru.wikipedia.org>
- <http://sbio.info>
- <http://www.bio-cat.ru/>